Zitteliana 10 317–347 München, 1. Juli 1983 ISSN 0373 – 9627

Zur Biogeographie der europäischen Oberkreide-Bryozoenfauna

Von

EHRHARD VOIGT*)

Mit 3 Abbildungen, 5 Tafeln und 1 Tabelle

KURZFASSUNG

Es wird erstmals der Versuch unternommen, die Bryozoenfauna der europäischen Oberkreide daraufhin zu überprüfen, ob auch bei ihr, ebenso wie bei anderen Fossilgruppen, eine klimatisch motivierte Differenzierung in meridionale "südliche" "Tethys"-Formen und mehr "boreale" bzw. "nördliche" Faunenelemente im mittel- oder nordeuropäischen Bereich festzustellen ist.

Die Untersuchung ergab, daß sich zwischen dem tethydisch faunistisch stark beeinflußten aquitanischen Becken in Südfrankreich und dem heute von ihm getrennten SW-Zipfel des Pariser Beckens (Touraine, Dép. Indre-et-Loire, Loir-et-Cher) einerseits und dem übrigen Pariser Becken andererseits eine auch faziell bedingte, wenn auch während der verschiedenen Kreidestufen fluktuierende Faunenscheide befindet. Diese trennt einen nördlichen von einem südlich davon gelegenen Bereich, der über das alpidisch gefaltete Gebiet der eigentlichen Tethys weiter nach Norden hinausreicht und der auch sonst durch das Vorkommen südlicher Faunenelemente (Großforaminiferen, Rudisten, Korallen) charakterisiert ist. Auf die Tethys beschränkte Bryozoenfaunen sind selten, meist schlecht erhalten und daher wenig bekannt (Coniacium von Villamartin, Maastrichtium von Olazagutia in der südlichen Pyrenäenkreide neben der altbekannten, aber wenig typischen ostalpinen Gosau-Fauna und kleinen Faunen im nordafrikanischen Mediterrangebiet).

Das an den Südbereich nördlich angrenzende Schreibkreide-Areal des englisch-französischen Kreidebeckens und des norddeutsch-dänisch-baltischen Gebietes mitsamt seiner Flachwasser-Randfazies in Westfalen, im subherzynen Bekken und in Schonen beherbergt demgegenüber sehr viele aus dem Südbereich nicht bekannte Genera und Spezies.

Auf Grund dieser sehr markanten Faunenunterschiede werden daher charakteristische, meist erekte Bryozoen vorerst als "Nord"- und "Süd"-Arten bezeichnet und zum Teil abgebildet, (darunter auch eine Anzahl Originale von D'Orbegny und Goldfuss). Ihre Zahl könnte erheblich vermehrt werden. Die große Menge inkrustierender und sonstiger merkmalsarmer Arten sowie neue Taxa, mußten ebenso wie die Fauna der mediterran beeinflußten sächsisch-böhmischen Kreide noch unberücksichtigt bleiben. Die Obermaastrichtium-Faunen des Cotentin (Manche) und der holländischen Maastrichter Tuffkreide werden hinsichtlich ihrer Herkunft (Einwanderung, z. T. von S oder vom Atlantik oder endemisch) diskutiert.

Neu aufgestellt wird das Cheilostomata-Genus *Heteroco-nopeum*, das von Mittelfrankreich bis nach Tunis und Nigeria verbreitet ist.

ABSTRACT

For the first time, an attempt is made to investigate the European Upper Cretaceous bryozoan fauna as to whether there exists a difference between meridional Tethys-forms and "boreal" or rather middle- to north European taxa as known from other faunal elements. There is evidence that, at least, two marked provinces may be distinguished. Between the Aquitanian basin in South France, the fauna of which is highly in-

fluenced by the Tethys, and the southwest corner of the Paris-basin (Touraine, Dép. Indre-et-Loire, Loir-et-Cher), a facies-conditioned boundary exists, which fluctuated considerably during Upper Cretaceous stages. This boundary separates the southern area, which extends much to the north of the Alpine orogenetic belt and includes the Aquitaine- and the Provence-basins and the southwestern border of the Paris-basin, from the northern "boreal" or middle European region.

Bryozoan faunas confined to the Tethys realm proper are rare, mostly badly preserved and little known (Coniacian of Villamartin, Maastrichtian of Olazagutia in the southern Py-

^{*)} E. VOIGT, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-2000 Hamburg 13.

reneans, in addition to the rather atypical Gosau-bryozoan fauna within the East-Alps, known for a long time as well as the smaller faunas in the Mediterranean belt of North Africa and Asia).

In the white-chalk region including the Anglo-Parisian basin and the adjoining chalk area of North Germany, Denmark and the Baltic region, with their marginal facies in Westfalia, in the subhercynian basin and in South Scandinavia, many genera and species have lived, not recorded within the southern area. Based upon these very significant faunal diversity, a considerable number of characteristic erect bryozoans are preliminarily elected as "North" and "South" species and are illu-

strated on pls. 1–5, among which several holotypes of D'ORBIGNY and GOLDFUSS are figured. Their number could be augmented considerably. The great majority of incrusting and other forms lacking characteristic criteria and all the new species could not be considered as well. The fauna of the Saxonian-Bohemian Cretaceous showing much Tethydian influence, is also excluded. The Upper Maastrichtian fauna of the Cotentin (Manche) and the Dutch Maastrichtian chalk tuff are discussed with regard to their origin (immigration from the south, the Atlantic or via endemism).

The new cheilostomatous genus *Heteroconopeum* is established.

INHALT

1.	Einführung
2.	Biogeographische Provinzen in der europäischen Oberkreide
2.1	Der nördliche Bereich
2.2	Der südliche Bereich
3.	Kriterien zur Unterscheidung von "Nord"- und "Süd"-Arten
4.	Die biogeographische Verbreitung der Bryozoen in der Oberkreide
4.1	Cenomanium
4.2	Turonium
4.3	Coniacium 326
4.4	Santonium
4.5	Campanium
4.6	Maastrichtium
	Rückblick
6.	Anhang
	Heteroconopeum n.g
7.	Literaturverzeichnis 334

1. EINFÜHRUNG

Die Bryozoenfaunen der oberen Kreide sind auf der Erde sehr ungleichmäßig verteilt; die weitaus größte Zahl aller bekannten Taxa stammt aus den kretazischen Schelfmeeren im Norden der Tethys. Demgegenüber haben die übrigen Kontinente nur sehr wenig Bryozoenfaunen geliefert.

Angesichts des überaus reichen aus Europa vorliegenden Materials erhebt sich die Frage, ob und wie weit die Bryozoen ebenso wie die Foraminiferen, Korallen, Lamellibranchiaten, Gastropoden und Ammoniten der Oberkreide eine klimatisch bedingte, unterschiedliche biogeographische Verbreitung erkennen lassen, d. h., ob auch hier "boreale", beziehungsweise "mittel"- oder "nordeuropäische" Arten oder Gattungen "südlichen" oder meridionalen "Tethysformen" gegenüberstehen. Obwohl sich z. B. die reiche campane Bryozoenfauna der sog. schwedischen Trümmerkreide von der gleichaltrigen Fauna des aquitanischen Beckens in Südfrankreich auffallend unterscheidet oder die neritische Bryozoenfauna des Santoniums am SW-Rand des Pariser Beckens sehr charakteristische Unterschiede gegenüber der äquivalenten Fauna der subherzynen Kreide aufweist, ist noch niemals versucht worden, diese Unterschiede näher zu präzisieren und auf ihre möglicherweise biogeographisch, klimatisch oder faziell bedingten Ursachen hin zu untersuchen.

Wenn hier erstmalig ein solcher Versuch unternommen wird, so besteht kein Zweifel darüber, daß künftige Arbeiten die hier vorgelegten Ergebnisse, besonders im Hinblick auf die noch weitgehend unbearbeiteten und z. T. gewiß noch unentdeckten Tethysbryozoenfaunen, modifizieren werden.

Um den zahllosen nicht nur in der älteren Literatur vorhandenen Irrtümern aus dem Wege zu gehen, beruhen die hier gemachten Angaben sowohl fast ausschließlich auf eigenen Aufsammlungen und Art-Identifizierungen als auch auf der Kontrolle und auf photographischen Aufnahmen sämtlicher noch auffindbarer Typen älterer Autoren. Nicht durch einwandfreie Abbildungen belegte Angaben in der Literatur wurden daher nicht berücksichtigt.

Den sehr zahlreichen Fachgenossen und Sammlern des Inund Auslandes, die seit 6 Jahrzehnten meine Arbeiten durch Überlassung von Material, das Ausleihen von Originalen oder Führung im Gelände unterstützt haben, und die hier nicht alle namentlich genannt werden können, gebührt mein besonderer Dank. Der DEUTSCHEN FORSCHUNGS-GEMEINSCHAFT bin ich für die langjährige Förderung meiner Bryozoenarbeiten zu besonderem Dank verpflichtet, ebenso wie Herrn Dipl.-Geol. H. Ernst (Hamburg) für die Anfertigung der REM-Aufnahmen.

2. BIOGEOGRAPHISCHE PROVINZEN IN DER Europäischen Oberkreide

Die seit langem übliche Gegenüberstellung einer europäischen nördlichen "borealen" und südlichen "mediterranen" Tethysprovinz (Jeletzky 1948) stößt neuerdings hinsichtlich der Bezeichnung "boreal" auf Kritik, da mit diesem Ausdruck leicht die Vorstellung eines kühlen Klimas verbunden wird, was für die gemäßigt temperierte bis zeitweise subtropische Oberkreide dieses Gebietes gewiß nicht zutrifft und arktische Einflüsse, wie viel weiter im Osten, hier nicht nachweisbar sind. Ohne auf die Diskussion über die zweckmäßige paläobiogeographische Zonierung der Oberkreideablagerungen im einzelnen hier einzugehen, verwenden wir hier den Begriff "nordeuropäisch" im Sinne von KAUFFMAN (1973: 367) für das außertethydische Oberkreidegebiet. Wenn die Nordgrenze des Tethysreiches auf Kauffmans biogeographischer Welt-Karte der Kreide (KAUFFMAN 1973: 355) SW – NE diagonal die Mitte der Pyrenäen quert und die beiden in der vorliegenden Arbeit wichtigsten Fundstellen der südlichen Pyrenäenkreide Villamartin (Coniacium) und Olazagutia (Maastrichtium) nördlich der Mediterranprovinz zu liegen kommen, so erklärt sich das wohl nur als ein Zeichenfehler.

Wie noch im Detail zu begründen sein wird, entspricht die Nordgrenze der Tethys in dem in dieser Arbeit behandelten Gebiet der Alpen und Pyrenäen jedoch keineswegs auch der nördlichen Verbreitungsgrenze der hier als "Süd"-Arten angesehenen Taxa, die z. B. im aquitanischen Becken in Südfrankreich viel weiter nach Norden reichen und selbst bis zum SW-Rand des Pariser Beckens (Touraine, Dép. Indre-et-Loire, Loir-et-Cher) und in der Kreide der Vendée noch nachzuweisen sind. Durch das Vorkommen zahlreicher Rudisten. Nerineen und Großforaminiferen und das fast gänzliche Fehlen der Belemniten erweist sich das aquitanische Becken bis an seinen Nordrand ohnehin als stark mediterran beeinflußt. Nach Delpey (1940) war hier das Klima warm, ,chaud, voir tropical", wenn dieses Becken auch in mancher Hinsicht eine Sonderstellung einnimmt (FRENEIX 1960: 751), während das Pariser Becken, besonders im Norden, unter "borealem"



Abb. 1. Karte der wichtigsten im Text angegebenen Bryozoen-Fundorte (Auswahl). Von Kreisen umgebene Punkte bedeuten die Lage zahlreicher eng benachbarter Lokalitäten. Die Linie bezeichnet die ungefähre Grenze zwischen dem hier unterschiedenen südlichen und nördlichen faunistischen Bereich (vgl. S. 320), ihre Ausbuchtung nach S folgt etwa dem S-Rand des Anglo-Pariser Beckens und der Mitteleuropäischen Insel der Oberkreidezeit. Angesichts der stark wechselnden Meeresverbreitung während der Oberkreide mußte auf die Eintragung paläogeographischer Grenzen verzichtet werden.

Einfluß stand. Demgegenüber sind die Vendée und das Gebiet der Basse Loire nicht boreal beeinflußt (Basse de Menorval 1960: 799). Das reiche Bryozoenmaterial, das ich von Herrn J. M. VIAUD (Angers) von bisher unbekannten Bryozoenfundstellen der Vendée erhalten habe und sehr enge Beziehungen zum SW-Rand des Pariser Beckens, nicht jedoch zur nordeuropäischen Provinz aufweist, spricht auch für diese Auffassung.

Die Maastrichtium-Fauna des isolierten kleinen Kreidegebietes der Halbinsel Cotentin (Manche) ist hinsichtlich der Ammoniten – obwohl verarmt – vom "Type aquitain" (SORNAY in BASSE de MENORVAL [1960: 801]) und weist, was die Bryozoenfauna betrifft, ebenso wie die Fauna der Maastrichter Tuffkreide mehr "südliche" oder "atlantische" Züge auf (Tab. 1).

So zeichnet auch Christensen (1976: 114, Fig. 1) das aquitanische Becken in engster Verbindung mit der Tethys-Region, und nach Wiedmann, Butt & Einsele (1982: 367. Abb. 1) öffnet sich das aquitanische Becken direkt nach Süber das vascogotische in das präsubbetische Becken.

Da sich im obersten Unter-Campanium die Belemnitenfaunen der zentralrussischen Subprovinz und der zentraleuropäischen Subprovinz vermischen, nimmt Christensen (1976: 121) für Südschweden eine Überschneidung beider Provinzen an. Ob die Besonderheit der dortigen campanen Bryozoenfauna damit zusammenhängt oder endemisch zu erklären ist, bleibt mangels ähnlicher Bryozoen-Faunen innerhalb der zentralrussischen Subprovinz eine offene Frage. Hinsichtlich der Paläogeographie dieses Gebietes sei auf die Darstellungen von Plaziat (1981) verwiesen.

2.1 DER NÖRDLICHE BEREICH

Wenn hier eine zoogeographische Charakteristik einzelner Bryozoenarten beabsichtigt wird, so kann dies bei dem ständigen Fluktuieren der Verbreitungsgrenzen natürlich nur jeweils im Rahmen der einzelnen noch zu behandelnden Oberkreidestufen geschehen, aus denen die betreffenden Taxa bekannt sind. Vorher aber erscheint es notwendig, einiges Allgemeine über die Bryozoenfaunen des nördlichen und südlichen Bereiches, wie wir der Einfachheit halber die beiden großen Faunenprovinzen künftig nennen wollen, vorauszuschicken. Die von uns dem einen oder anderen Bereich zugeordneten Arten seien daher hier kurz als "Nord"- oder "Süd"-Arten bezeichnet, wobei wir uns durchaus bewußt sind, daß eine derartige Zuordnung nur eine vorläufige sein kann und die betreffenden Arten auch außerhalb ihres hier postulierten Verbreitungsgebietes vorkommen können.

Wie bereits gesagt, fällt die Südgrenze des nördlichen Bereichs nicht mit der Nordgrenze des mediterranen Kettengebirgsgürtels zusammen, über die die Südfaunen stellenweise weit nach Norden hinausgreifen. In den Nordbereich fallen somit die überaus bryozoenreichen Oberkreidegebiete Englands, Frankreichs (mit Ausnahme des aquitanischen, Rhoneund Provence-Beckens), Belgiens, Hollands, Skandinaviens und der osteuropäischen Plattform. Ob die sächsisch-böhmische Kreide-Bryozoenfauna des Cenomans und Turons noch tethydischen Charakter hat, ist bei dem Fehlen cenoman-turoner Bryozoenfaunen im ganzen rein tethydischen Bereich

nicht feststellbar. Die Beziehungen zu den westlichen Bryozoen-Faunen sind geringer als bisher angenommen, da manche Identifizierungen in den Arbeiten von Reuss (1846, 1872, 1874, Novak (1877), Pocta (1892) und Prantl (1938) nicht aufrecht erhalten werden können und ein südlicher Einfluß, der durch das häufige Vorkommen von *Rhynchostreon suborbiculatum* Lamarck (= *Exogyra columba* Goldfuss), Nerineen, Rudisten und einzelnen Riffkorallen (Voigt 1964: 279) bezeugt wird, ist unverkennbar, wenn auch nicht so stark wie in der höheren Oberkreide des aquitanischen Bekkens.

Im Ob. Maastrichtium reichte der südliche Einfluß über Holland und Belgien bis selbst über Norddeutschland (Lepitorbitoides minor, Omphalocyclus macroporus, Siderolites calcitrapoides bei Ilten b. Hannover und Lepitorbitoides minor in Bohrungen bei Berlin (Trumper 1970) sowie in Geschieben bei Ahrensburg bei Hamburg (Voigt 1963) bis in die dänische Schreibkreide (Abb. 3). Neben den längst aus Schonen bekannten kleinen Rudisten Agriopleura suecica (Lundgren) und andere) kommen dort sogar bereits im Obercampanium kleine primitive Großforaminiferen (Helicorbitoides voigti van Gorsel) vor (Van Gorsel) 1973 a).

Die Erforschung der osteuropäischen Kreidebryozoenfauna in Polen (Maryanska 1969) und der USSR (Voigt 1962) steht noch in den Anfängen. Trotzdem haben die bisherigen Untersuchungen ergeben, daß die Schreibkreidefauna der russischen und asiatischen Oberkreide (wie z. B. im Kopet Dagh) den mittel- und westeuropäischen Faunen ähnlich sind (Voigt 1967). Die Obermaastrichtium- und Danien-Bryozoenfaunen auf der Krim und in Südrußland haben hingegen nordeuropäischen Charakter.

Es hat sich immer wieder bestätigt, daß gleichaltrige Schreibkreidefaunen selbst über weite Entfernungen trotz lokaler Verschiedenheiten einander ähnlicher sind als diejenigen gleichaltriger küstennaher Ablagerungen. Am deutlichsten wird dies durch einen Vergleich der nordeuropäischen Schreibkreidebryozoenfauna des Obermaastrichtiums und der gleichaltrigen Fauna der Maastrichter Tuffkreide, wo auf relativ kurzer Entfernung außerordentlich große Faunenunterschiede beobachtet werden, was zweifellos einerseits durch eine Vermischung mit südlichen Formen (S. 331), andererseits aber wohl auch mit einer Einwanderung der Obermaastrichtium-Fauna des Cotentin vom Atlantik her erklärt werden kann. Daß der Zustrom südlicher Faunenelemente nach Norden in dieser Zeit noch weit über Ilten b. Hannover hinaus bis in das Ostseegebiet erfolgt ist, geht auch aus Geschiebefunden mit Lepidorbitoides bei Ilten und bei Hamburg hervor. Wenn auch TRUMPER (1970) auf Grund seiner Untersuchungen an Lepidorbitoides ein Untermaastrichtium-Alter des Iltener Vorkommens für möglich hält und sich dabei auf ein Zitat JE-LETZKYS stützt, daß die oberen Kunrader Schichten b. Maastricht in die Lanceolata-Schichten, d. h. in das Untermaastrichtium gehören, so ist diese Angabe längst überholt und es besteht heute kein Zweifel mehr über das Obermaastrichtium-Alter der Fauna von Kunrade (VOIGT 1979a).

Unklar bleibt, wie weit die vielen aus der Tuffkreide bekannten, jedoch noch nicht im Tethysbereich der Pyrenäenkreide nachgewiesenen Arten endemischen Ursprungs sind. Das von Kauffman (1973) auf Grund der geographischen Verbreitung von Lamellibranchiaten vorgeschlagene Schema

Verbreitung südlicher und nördlicher Bryozoen-Faunen der Oberkreide

		Nord-Uter: Schweden			Båstad Hemmingslycke Ifö Karlshamn Ignaberga	Ringelesnätt Särdal			
Nördlicher Bereich	idegebiet	Dänemark S-Schweden Norddeutschl.	Stevns Klint Kvarnby Hemmoor	Hemmoor Moen Lüneburg Rügen Kronsmoor	Lagerdorf Kronsmoor Misburg* Höver*	Lagerdorf	Lägerdorf	—(Plänerkalk-)— Fazies	
Nördlich	Schreibkreidegebiet	Anglo-Pariser Becken		Trimingham [Norfolk]	Meudon Vigny Weybourne Portsdown Bramford	Margate Vattetôt s. mer Brighton Gravesend	Fécamp Chatham Seaford	Alton	
	Süd-Ufer:	Niedersachsen Westfalen	liten			[Subhercynes Becken]		Mülheim/Ruhr	Essen Mülheim/Ruhr
ich unter endemisch	-büS	L imburg Rheinland	<u>Maastricht</u> Kunrade	Aachen					W.
Atlantischer (?) Bereich unter südlichem Einfluß, z.T. endemisch	7777	Mons- Becken	St. Symphorien Ciply		Harmignies				
Atlantisc südlichem		Cotentin	StColombe Néhou Fresville Chet du Pont						
	Pariser	Becken (SW-Rand)			٥.	Vendôme	Villedieu Tours St.Christophe Joué	(<u>Touraine)</u> Ruillé Trôo Sougé St ^e Maure	Le Mans St. Calais
Südlicher Bereich		Aquitanisches Becken	Gensac		Aubeterre Royan Talmont Archiac Brossac (Gironde Saintogne	<u>Saintes</u> Pons Pérignac	Cognac	Angoulême	lle Madame
Südlic		Tethys	Olazagutia (Pyr.)			Gosau [Alpen]	Villamartın (Pyr.)	Martgues (Provence)	
			chtium 0b.	Maastri Unt.	Campanium	Santonium	Coniacium	muinoauT	Cenomanium

Tab. 1. Die Tabelle enthält nur eine Auswahl straugraphisch wichtiger Bryozoen-Fundorte des Süd- und Nordbereiches. Besonders reiche Fundgebiete mit zahlreichen eng benachbarten Lokalitäten stehen in eckigen Klammern. Unterstrichene Namen sind Stratotypen. Das Becken von Mons in Belgien, obwohl am Rande des Pariser Beckens gelegen, nimmt eine faunistische Sonderstellung ein. Manche Faunen (z. B. Harmignies b. Mons) sind in der Bryozoen-Literatur noch unbekannt. für die Definition von biogeographischen Arealen, wonach Reiche (realms) mindestens 75%, Regionen 50-75%, Provinzen 25-30% endemische Taxa aufweisen sollen, würden bei einem Anteil von ca. 25% der nur von dieser Lokalität bekannten, großenteils allerdings noch nicht beschriebenen Bryozoen die Annahme einer Subprovinz erforderlich machen. Zur prozentualen Verteilung der rezenten Bryozoenfauna auf verschiedene Provinzen siehe Schopf (1979). Dieselbe Frage stellt sich auch für die reiche, bereits von D'ORBI-GNY beschriebene Bryozoenfauna des unteren Obermaastrichtiums des Cotentin, die sowohl Beziehungen zur Fauna der Maastrichter Tuffkreide als auch einen wohl atlantischen Einfluß von W her vermuten läßt, obwohl keinerlei Beziehungen zu der kleinen, aber charakteristischen Bryozoenfauna der Ripley-Formation in Tennessee (USA) (CANU & BASSLER 1936) erkennbar sind.

Angesichts dieser Befunde muß vorerst offenbleiben, ob man die Mehrzahl der Arten beider Gebiete als mehr nördlich oder südlich, als atlantisch orientiert oder als endemisch ansehen soll. Die Bryozoenfauna der Maastrichter Tuffkreide, die z. Z. vom Verfasser revidiert wird, muß daher hier noch weitgehend unberücksichtigt bleiben.

Nicht in den Kreis der Betrachtung gezogen werden hier ebenfalls die merkmalsarmen und uncharakteristischen Cyclostomata-Genera wie Stomatopora, Proboscina, "Entalophora" bzw. Mecynoecia, Berenicea, Plagioecia, Diaperoecia, Diastopora, Lichenopora, Actinopora, Ceriopora, Heteropora und andere, die oft keine sichere Bestimmung erlauben. Unter den Cheilostomata bleiben hier vorerst auch die zahllosen, großenteils noch unbeschriebenen inkrustierenden "Membranipora"-Arten und Cribrimorpha (LANG 1920, 1921) unberücksichtigt, bei denen eine sichere Identifizierung und ein Vergleich mit den gewöhnlich viel schlechter erhaltenen Südarten oft sehr schwierig ist.

2.2 DER SÜDLICHE BEREICH

Der südliche Bereich umfaßt nach unseren Erfahrungen, die wir aus der Verbreitung nicht weiter im Norden nachgewiesener Südarten gewonnen haben, außer dem ehemaligen Geosynklinalmeer der Tethys auch das nördlich davon gelegene Oberkreidegebiet des aquitanischen Beckens. Auch das Rhonebecken und das Provençalische Becken sind nach Norden gerichtete Ausbuchtungen dieses Meeres, das im Süden auf die afrikanische Plattform übergreift (Tabelle 1).

Im Gegensatz zu den altbekannten, überaus reichen und gut erhaltenen Bryozoenfaunen des nördlichen Bereiches sind die Bryozoen des eigentlichen Tethysraumes nicht nur sehr viel schlechterbekannt, sondern auch anscheinend viel artenärmer und meist viel ungünstiger erhalten. Da sie im Gegensatz zu den meisten ungestörten Sedimenten des nördlichen Bereichs aus tektonisch stark beanspruchten oder alpidisch gefalteten Gebieten stammen, läßt ihr Erhaltungszustand sehr zu wünschen übrig. Sofern sie in die harten mediterranen Kalke eingebettet sind, sind sie meist unbestimmbar, weil für ihre Identifizierung die Kenntnis ihrer differenzierten, zarten Oberflächenstrukturen notwendig ist. Leicht schlämmbare Sedimente, aus denen im Nordbereich Bryozoen mühelos in bester Erhaltung gewonnen werden können, sind hier selten,

und selbst isolierte Stücke oder auf anderen Fossilien sitzende, inkrustierende Arten sind schwer von anhaftenden Sedimentpartikeln zu reinigen oder korrodiert wie häufig in der Gosau. Sie bieten unter diesen Umständen weniger Anreiz zur Bearbeitung.

Es gibt daher nur wenig Veröffentlichungen über oberkretazische Tethysbryozoen. Sie sind z. T. älteren Datums und revisionsbedürftig. Die Arten, soweit überhaupt abgebildet, sind oft kaum wiederzuerkennen und z. T. sicher falsch bestimmt, so daß ein Vergleich mit anderem Material kaum möglich ist. Folgende Arbeiten, auf die später im einzelnen noch einzugehen sein wird, sind hier zu nennen:

Aus der südlichen, spanischen Pyrenäenkreide nennt FAURA Y SANS (1917) einige von F. CANU bestimmte Arten und BARROSO (1944) beschreibt erstmalig eine kleine Maastrichtium-Fauna von Puerto de Olazagutia (Navarra), wo inzwischen von uns reiches Material gesammelt werden konnte (S. 330). Weder aus der Schweiz noch aus Italien sind oberkretazische Tethys-Bryozoenfaunen bekannt. Aus dem Liechtensteiner Kreideflysch liegen kleine, kaum bestimmbare Bruchstücke aus einem Turbidit vor (VOIGT 1960), die für unsere Fragestellung bedeutungslos sind. Aus dem österreichischen Gosau-Becken (Santon) beschreibt Reuss (1854) I4 Arten, die er damals für Turon hielt. Eine weitere kleine Fauna liegt vom Taubensee bei Kössen vor (Voigt 1928). Weiteres Gosaumaterial wurde von uns kürzlich bei Kössen und im Edelbachgraben b. Gosau und von H. HAGN (München) an anderen Fundstellen auf benachbartem bayerischen Gebiet bei Oberaudorf gesammelt und uns dankenswerterweise überlassen.

Aus Jugoslawien, Albanien, Griechenland und der Türkei sind m. W. bisher keine Bryozoen bekanntgeworden. Erst aus dem Iran (Voigt 1977) und dem Kopet Dagh, der Halbinsel Mangyschlak am Kaspischen Meer und vom Steilhang des Plateaus von Ust Urt und anderen Gebieten der asiatischen USSR weiter im Osten liegen heute reichere Faunen vor (Voigt 1967; Favorskaja 1980 a, 1980 b), unter denen sich auch viele europäische, bis dahin nur aus dem Nordbereich bekannte Arten befinden.

Von Mangyschlak beschreibt T. Favorskaja (1980) einige Cheilostomata. Da jedoch dieses Gebiet zur asiatischen mediterranen Subprovinz gehört (Kauffman 1973: 354), kann es hier außer Betracht bleiben.

Wenn dies auch formal für den nordafrikanischen Tethysbereich gelten mag, so erscheint es doch geboten, kurz auf die über dieses Gebiet erschienene Literatur einzugehen und sie daraufhin zu überprüfen, ob europäische Süd-Arten auch hier eine Rolle spielen. Die von Moret (1938) aus Marokko von Skoura abgebildeten, angeblichen "Hippoporinidae", "Membraniporideen" "Ellisina" und "Osthimosia concentrica (Mich.)" sind u. E. unbestimmbar.

Allegre (1931) beschreibt einige untypische Membranipora-Arten aus Algerien. Die von ihm behauptete Synonymie von der von uns (S. 323) als Süd-Art deklarierten Membranipora janieresiensis Canu 1903 (= Heteroconopeum janieresiense siehe S. 333) mit Reptoflustrina involvens Thomas & Peron (1890) aus Tunesien ist unrichtig, wie durch eine Untersuchung des Typus der letzteren festgestellt wurde. Aus Tunesien beschreiben Thomas & Peron (Peron 1890) Bryozoen vom Cenoman bis zum Danium, deren im Muséum

d'Histoire naturelle in Paris aufbewahrte Originale, soweit vorhanden, untersucht und photographiert werden konnten. Die S. 349 neu aufgestellte Gattung Globulipora mit Globulipora africana Thomas & Peron (Cenoman) erwies sich als Kalkalge. Ceriopora letourneuxi Thomas & Peron (Cenoman) ist eine Kalkspongie. Ob sich unter den übrigen Arten solche befinden, die mit europäischen verglichen werden können, ist bei dem z. T. ungünstigen Erhaltungszustand nicht sicher feststellbar. Aus Tunesien bildet Canu (1903a) 5 Membraniporen (Cenoman-Senon) ab. Von demselben Autor (Canu 1904) werden weiterhin einige ägyptische Kreide- und Tertiärbryozoen beschrieben, ferner von Dacqué (1903) eine Ceriopora von Abu Roash b. Kairo, nachdem bereits Wanner (1902) aus der weißen Kreide der libyschen Wüste nördlich der Oase Dachel 3 Bryozoenarten abgebildet hatte, von

denen sein neues Genus Lobostoma mit L. ramosum Wanner eher an eine Hydrokoralline als eine Bryozoe erinnert. Die meisten Arten (32) werden von Zuffardi-Comerci (1927) aus Libyen beschrieben. Sie stammen aus dem Coniacium bis Maastrichtium. Sie bieten wenig Vergleichsmöglichkeiten mit den von uns hier behandelten Taxa, zumal die Abbildungen einen zu kleinen Maßstab aufweisen. Die von de Stefani bereits 1913 aus Libyen angegebenen wenigen Bryozoen sind nicht abgebildet. Soweit ersichtlich, handelt es sich bei den Tethysbryozoen aus Nordafrika meist um Einzelfunde, die größtenteils inkrustierend auf anderen Fossilien aufgewachsen sind und fast sämtlich einer Revision bedürfen, soweit sie nach d'Orbignys Abbildungen ohne Vergleich mit seinen Originalen bestimmt worden sind.

3. KRITERIEN ZUR UNTERSCHEIDUNG VON "NORD"- UND "SÜD"-ARTEN

Ohne nähere Kenntnis des Sachverhaltes könnte man annehmen, daß ein einfacher Vergleich der im Nord- und Südbereich angetroffener Faunen statistisch bereits zu einer befriedigenden Antwort auf die Frage, welche Arten als "südlich" oder "nördlich" zu bezeichnen sind, führen müßte. Leider aber stößt ein solcher Vergleich auf erhebliche Schwierigkeiten, die auf folgenden Tatsachen beruhen:

- 1. Ein solcher Faunenvergleich, womöglich noch durch statistische Erhebungen untermauert, setzt zunächst voraus, daß die Faunen beider Bereiche hinreichend gut bekannt und daher miteinander leicht vergleichbar sind. Das ist jedoch nirgends der Fall, und selbst unter den außerordentlich reichen Faunen des nördlichen Bereiches befinden sich noch zahllose unbeschriebene Arten; noch gibt es ganze Faunen, wie z. B. diejenige des Untercenomans vom Kassenberg bei Mülheim-Broich (Ruhr), die größtenteils aus neuen Arten besteht, und für welche FRIEG (1981: 23) allein aufgrund der Korallenfauna Temperaturen von 25°-30° C annimmt. Reich an neuen Arten sind auch die großenteils noch unbekannten Tethysfaunen, wie die Coniacium-Fauna von Villamartin (Burgos) und die Maastrichtiumfauna von Olazagutia (Navarra) in Spanien, die im einzelnen noch unbearbeitet sind, so daß von ihnen bisher nur wenige als echte "Tethys"-Arten bezeichnet werden können.
- 2. Wenn man, wie hier geschehen, die Bryozoenfauna des aquitanischen Beckens im Gebiet der Charentes, Saintogne und der Gironde zwar nicht als echte Tethysfauna, aber doch als stark tethydisch oder wenigstens südlich beeinflußt ansieht, so bleibt dennoch die Frage ungeklärt, wieweit es sich bei solchen Arten, die weiter im Norden nicht mehr gefunden werden, nicht ebenso gut um endemische aquitanische wie auch atlantische Warmwasserformen handeln könnte, die gar nicht in der Tethys selbst beheimatet waren, ein Problem, das nicht nur die Bryozoen betrifft. Als südliche Arten bezeichnen wir daher nur solche Arten, die bisher entweder allein im Tethysbereich oder auch nur im aquitanischen Becken, in der Vendée und im oben genannten SW-Zipfel des Pariser Kreidebeckens, nicht aber außerhalb dieses Gebietes gefunden wurden. Daß zwischen diesem Gebiet und dem übrigen Pariser Becken keine scharfe Trennungslinie gezogen werden
- kann und z. B. im Obermaastrichtium Südarten weit nach Norden (Abb. 3) vorstoßen, zeigt die Schwierigkeiten, mit denen bei einer biogeographischen Zonierung immer zu rechnen ist. Es kann demnach nicht die Aufgabe dieser Arbeit sein, zwischen Arten zu unterscheiden, die auf die eigentliche Tethys beschränkt sind, und solchen, die nur außerhalb der Tethys vorkamen. Die Grenze zwischen Nord- und Südarten ist vorläufig vielmehr dort zu suchen, wo das bisher festgestellte Verbreitungsgebiet der betreffenden Arten endet. Die Feststellung, wie weit die Verbreitungsgrenzen der einzelnen vorerst als Nord- oder Südarten aufgefaßten Taxa innerhalb der einzelnen Oberkreidestufen schwanken, muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Vor der Entdeckung der Fauna von Villamartin und Olazagutia war die kleine santone Gosaubryozoenfauna im Salzkammergut die einzige Tethysbryozoenfauna der Oberkreide. Die Hoffnung, diese Fauna durch Neuaufsammlungen wesentlich vermehren zu können, hat sich bisher nicht erfüllt. Unter dem bisherigen, z. T. bereits von Reuss (1854) beschriebenen Material gibt es außer Meliceritites magnifica (D'Orbigny) (Taf. 3, Fig. 2-3) leider keine Arten, die als typische Gosau- oder Tethysformen bezeichnet werden könnten. Auch sind die Arten, wie alle alpinen Bryozoenfaunen, meist schlecht erhalten.
- 3. Eine besondere Schwierigkeit beim Vergleich nördlicher und südlicher Faunen besteht darin, daß nicht nur altersgleiche Faunen miteinander verglichen werden dürfen, sondern daß sie auch die gleiche oder zum mindesten ähnliche Fazies aufweisen und unter ähnlichen oder gleichen Bedingungen gelebt haben. Wie faziesabhängig die Bryozoen sind, zeigt sich z. B. bei einem Vergleich der Bryozoenfauna der Lägerdorfer Campanium-Schreibkreide mit der reichen Fauna der neritisch-litoralen schwedischen Trümmerkreide am Nordufer des Schreibkreidemeeres in Schonen. Trotz gleichen Alters und einer Entfernung von nur 300 km gibt es nur relativ wenig gemeinsame Gattungen und Arten, und es wäre absurd, auf Grund solcher Faziesdifferenzierungen eine biogeographische Grenze ziehen zu wollen. Es bleibt unbekannt, wie weit die südschwedische Flachwasserbryozoenfauna noch in das Maastrichtium hinaufgereicht hat oder wie die entsprechende Campan-Bryozoen-Fauna an der S-Küste

dieses Meeres beschaffen war. Ein ebensolcher drastischer Faunenunterschied besteht auch zwischen dem Obercampan der Schreibkreide des Pariser Beckens (Fauna von Meudon) und dem Ob.-Campanium am Nordrand des aquitanischen Beckens. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Südarten des aquitanischen Beckens z. T. noch bis in die jetzt abgetragenen küstennahen Randbildungen des Campaniums im Pariser Becken hineingereicht haben. Leider sind die bryozoenführenden Tief- und Flachwassersedimente der europäischen Oberkreide nicht mehr gleichmäßig im Süden und Norden vorhanden, sondern z. T. abgetragen.

Da z. B. - von einzelnen Arten abgesehen - keine Bryozoenfauna cenomanen oder turonen Alters aus der Tethys bekannt ist, kann nicht festgestellt werden, welche Arten dieser Stufen der sächsisch-böhmischen Kreide auch in der Tethys gelebt haben. Das gleiche gilt für die Cenomanfaunen von Le Mans oder von Mülheim-Broich in Westfalen; denn die wenigen Arten, die z. B. aus dem Cenoman von der Ile Madame im aquitanischen Becken bekannt sind und daher als südliche Arten (z. B. Discocytis eudesi [MICHELIN]) angesehen werden, bezeichnen wir solange als Südarten, wie sie nur in der Tethysregion, im aquitanischen Becken, in dem oben charakterisierten SW-Zipfel der Kreide des Pariser Beckens und in der Vendée gefunden werden. Als Nordarten definieren wir daher vorerst allein solche, die nur außerhalb, d. h. im Norden oder Osten dieser Gebiete bekannt sind. Daß bei einer solchen, gewiß zu stark generalisierenden Auslegung de facto fast die gesamte europäische Schreibkreidebryozoenfauna, mit Ausnahme der im ganzen Gebiet verbreiteten ubiquitären Arten, vorläufig der Nordfauna zugerechnet werden müßte, muß zunächst in Kauf genommen werden, da nur so eine vorläufige Übersicht über die derzeitig bekannte Verbreitung der Arten gewonnen werden kann. Es bleibt zu hoffen, daß künftige Untersuchungen zu einer weitgehend differenzierteren Beurteilung des Verbreitungsgebietes der einzelnen Arten führen werden. Dies wird aber erst dann möglich sein, wenn nicht nur aus dem eigentlichen Tethysbereich, sondern auch aus den an diesen nördlich angrenzenden, oben umrissenen Gebieten vom Cenoman bis zum Maastrichtium und Danium in durchgehenden Profilen reiche und gut erhaltene Bryozoenfaunen in vergleichbarer Fazies vorliegen werden. Für den Nordbereich ist hier bereits ein erfolgversprechender Anfang im Rahmen des DFG-Schwerpunktprogramms "Geologische Korrelationsforschung" gemacht. Die Auswertung der Großproben, die aus dem durchgehenden Kreideprofil von Lägerdorf-Kronsmoor (Coniacium - Maastrichtium) von Dipl.-Geol. H. ERNST (Hamburg) entnommen worden sind, und die Fortsetzung dieser Probennahme bis ins Obermaastrichtium von Hemmoor (Niedersachsen) durch Fr. Schmid (Hannover) wird über die regionale und feinstratigraphische Verbreitung der Nordfauna weitere gesicherte Daten liefern, nachdem ein Teil dieser Proben schon für die vorliegende Arbeit wertvolles Material ergeben hat.

Zu bemerken ist noch, daß die isolierten klassischen Maastrichtiumfaunen des Cotentin (Voigt 1968), des Tuffeau de St. Symphorien (Voigt 1957) im Becken von Mons und von Maastricht in Südlimburg vorerst außer Betracht bleiben sollen, da ihre Herkunft – entweder Einwanderung aus dem Atlantik oder endemische Entstehung – einerseits noch ungeklärt ist, andererseits aber auch eine südliche Faunenkomponente unverkennbar ist (siehe Tabelle 1).

Für die Abbildungen auf den Tafeln 1–5 wurden nur solche Arten ausgewählt, die leicht kenntlich sind und deren biogeographische Zugehörigkeit gesichert erscheint. Daß Arten aus dem Cenomanium und Turonium kaum vertreten sind, liegt in der Natur der Sache (siehe S. 324–326 und Tabelle 1).

4. DIE BIOGEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER BRYOZOEN IN DER OBERKREIDE

In den folgenden Kapiteln werden die bisher für die einzelnen Oberkreidestufen gemachten Erfahrungen hinsichtlich der geographischen Verbreitung der betreffenden Bryozoenarten zusammengestellt. Daß dafür nur wenig Daten aus der Tethys selbst vorliegen und zumeist auf die nördlich der Tethys gelegenen Faunen, soweit sie südlichen Charakter aufweisen, zurückgegriffen werden muß, wurde bereits mehrfach betont. Ein Beispiel für die Verbreitung von "Nord"und "Süd"-Arten der Fam. Onychocellidae gibt Abb. 2.

4.1 CENOMANIUM

Der südliche Bereich

Abgesehen von einigen von THOMAS & PERON (PERON 1890) aus Tunesien beschriebenen Einzelfunden sind cenomane Bryozoenfaunen aus dem eigentlichen Tethysbereich noch unbekannt. Wir sind somit hier ganz auf eine kleine Fauna des Cenomans auf der Ile Madame am N-Rand des aquitanischen Beckens angewiesen, das durch seine Rudistenbänke mit

Ichthyosarculites einen starken mediterranen Einfluß verrät. Zu den bereits von D'Orbigny von hier beschriebenen Arten kommen noch einige weitere aus einer Bohrung der Erdölfirma Elf Aquitaine hinzu, die mir von Dr. A. PRESTAT (Boussans) zur Bestimmung übersandt worden waren. Die auch von Le Mans und St. Calais (Sarthe) nachgewiesenen Arten Discocytis eudesi (MICHELIN), Spirentalophora cenomana (D'ORBIGNY), Meliceritites semiclausa (MICHELIN) und die charakteristische Cenomangattung Corymbosa D'ORB, mit C. menardi (MICHELIN) reichen nicht über die genannten Fundorte hinaus und werden vorerst als Südarten angesehen. (Die von Prantl 1938 als Discocytis [nicht Discocystis!] eudesi bestimmte Art von Predboj b. Prag ist nicht diese Art.) Die zylindrischen Foricula-Arten kommen vom Cenoman bis zum Campanium vorwiegend im SW vor, wie z. B. Foricula pyrenaica D'Orbigny (Taf. 3, Fig. 4) im nördlichen Pyrenäen-Vorland bei Rennes les Bains (Aude) und Le Mans (Sarthe).

Die reiche klassische Mittelcenomanfauna von Le Mans (Sarthe) samt derjenigen von St. Calais (Sarthe) entzieht sich

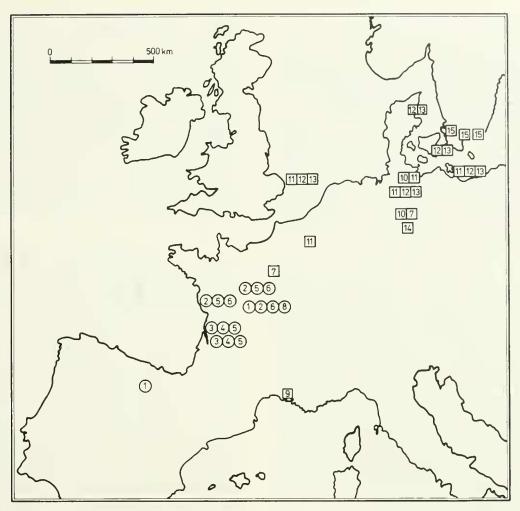


Abb. 2. Regionale Verbreitung von Onychocellidae-Arten (Auswahl) "Südliche" Arten sind durch Kreise, "nördliche" durch Quadrate bezeichnet. Der jeweilige Fundort für die in horizontalen Reihen nebeneinander angegebenen Arten stammt jeweils von derselben Lokalität, deren Lage durch die erste Nummer angegeben ist. Vergl. dazu Abb. 1.

- 1 Onychocella aegon (D'ORB.)
- 2 Onychocella aegle (D'ORB.)
- 3 Onychocella girondina (D'ORB.)
- 4 Onychocella royana (D'ORB.)
- 5 Onychocella cyntia (D'ORB.)
- 6 Onychocella danae (D'ORB.)
- 7 Onychocella clito (D'ORB.)
- 8 Onychocella nerei (D'ORB.)

- 9 Onychocella eryx (D'ORB.)
- 10 Onychocella pockrandti (VOIGT)
- 11 Onychocella rowei BRYDONE
- 12 Onychocella incarcerata BRYDONE
- 13 Onychocella congesta (MARSSON)
- 14 Onychocella decipiens VOIGT
- 15 Solenonychocella hennigi VOIGT

zwar bisher der Beurteilung, da nicht bekannt ist, wie weit die dortigen Bryozoen-Faunen nach Norden oder Süden reichen. Die Vergesellschaftung der Bryozoenfauna des Cenomans von Le Mans (Dep. Sarthe) mit zahlreichen Rudisten und hermatypen Korallen (Liste bei Voigt 1964: 279), der südlichen Cnidarier-Gattung Acanthochaetetes am W-Rand des Pariser Beckens (FISCHER 1970) würde mehr dafür sprechen, auch diese Bryozoenfauna trotz ihrer nördlichen Lage am W-Rande des Pariser Beckens noch als stark tethydisch beeinflußt zu betrachten. Eine Differenzierung zwischen Nordund Südarten ist jedoch nicht möglich, weil bisher noch keine cenomanen Bryozoenfaunen vom N-Ufer des Cenomanmeeres bekannt sind. Während die übrige Fauna von Le Mans derjenigen von Saint-Laurent bei Fortcalcier (Provence) sehr ähnlich ist und beide an der Nordgrenze des cenomanen Riffgürtels liegen (DELPEY 1940: 16), erscheinen im Mittelcenoman nach Sigal und Marie (Basse de Menorval 1960: 802)

boreale Foraminiferen. Die Bryozoenfauna des Untercenomans vom Cap de la Hève bei Le Havre zeigt kaum Beziehungen zur ältesten, größtenteils noch unbeschriebenen reichen Fauna vom Kassenberg b. Mülheim-Broich (Ruhr) und derjenigen des Essener Grünsandes in Westfalen. Allein die Korallenfauna von Mülheim läßt auf Temperaturen von 25°-30° C schließen (FRIEG 1981: 23). Da im Cenoman die Orbitulinen bis in das Pariser Becken, ja selbst bis Litauen und bis Belfast in Irland und bis England, wo bei Cambridge sogar 0,5 m lange Rudisten vorkamen und fast überall in der nordeuropäischen Provinz südliche Faunenelemente auftraten (VOIGT 1964: 277-282), kann das Klima in diesem Gebiet nicht so kühl gewesen sein wie Epstein & Lowenstam (1953) annehmen. Die nördlich des 52. Breitengrades befindlichen Fundstellen des Cambridge-Grünsandes, die noch mehr als 1 Breitengrad nördlich der westfälischen Lokalitäten Essen und Mülheim gelegen sind, liegen am W-Rand des Londoner Bekkens und liefern keine Repräsentanten eines nördlichen Bereichs.

Man wird so nicht fehlgehen in der Annahme, daß viele Cenoman-Arten Warmwasserbewohner waren, und daß dies auch in gewissem Grade für die sächsisch-böhmische Bryozoenfauna, die von Reuss (1846, 1872, 1874), Novak (1877), Pocta (1892) und Prantl (1938) beschrieben wurde, zutrifft. Bevor dies jedoch nicht durch echte Tethys-Bryozoenfaunen im Süden dieses Gebietes kontrolliert werden kann, möchten wir die sächsisch-böhmische Bryozoenfauna, die manche eigenen Züge aufweist, hier unberücksichtigt lassen. Im obersten Cenomanium (inkl. *Plenus-*Zone) sind Beziehungen zu einer noch unbeschriebenen Fauna von St. Calais (Sarthe) und besonders zur Fauna von Predboj b. Prag (Prantl 1938) unverkennbar.

Der nördliche Bereich

Vom Nordufer des Cenomanmeeres sind keine Bryozoen bekannt. Die nördlichsten reichen Flachwasserfaunen befinden sich in Westfalen (Mülheim-Broich-Ruhr und Essener Grünsand). Sie zeigen nur sehr wenig Beziehungen zu den französischen und englischen Faunen. Bohrungen in der Plänerkalkfazies in Norddeutschland haben jedoch den Nachweis von Clinopora lineata (BEISSEL), (Taf. 5, Fig. 1), Siphoniotyphlus tenuis (v. Hag.) und Kvarnbyella ornata (REUSS), (Taf. 5, Fig. 5–7), bereits zu Beginn der Oberkreide erbracht. Diese Arten sind demnach vom Cenomanium bis zum Maastrichtium im nördlichen Bereich weit verbreitet, reichen allerdings gelegentlich bis nach Sachsen und Böhmen. Sie zählen zu den langlebigsten Cyclostomenarten in der Oberkreide.

4.2 TURONIUM

Der südliche Bereich

Im Turonium ist die Unterscheidung von Nord- und Südarten noch problematischer als im Cenomanium, da hier brauchbare Turonfaunen nicht nur aus der Tethys, sondern auch aus dem aquitanischen Becken, mit Ausnahme einiger weniger Arten von Angoulême, nicht bekannt sind. Die in der älteren Literatur noch als Turonium angesehene Gosaubryozoenfauna hat jedoch im wesentlichen ein Santonium-Alter.

Aus dem Angoumien der Touraine (craie jaune) erwähnen wir als südliche Arten Euritina eurita d'Orbigny, Euritina welschi Canu (Taf. 2, Fig. 9), Onychocella turonica (Canu), Diaperoecia turonica Canu & Bassler und Heteroconopeum janieresiense (Canu) (Taf. 1, Fig. 6–11). Letztere kommt auch in der Vendée (Coll. Viaud [Angers]), im obercenomanen Sable du Perche bei Grecz du Roc (Sarthe) und im Cenoman von Tunis (Canu 1903 a) und Nigeria vor. (Siehe S. 333). Großwüchsige Rhynchostreon suborbiculatum (= Exogyra columba), Rudisten wie Sauvagesia cornu pastoris und der Ammonit Sphenodiscus requieni bezeugen den südlichen Charakter des Turons der Touraine und benachbarter Gebiete (Denizot 1948). Aus dem Turonium des Provence-Bekkens nennen wir von Martigues (Bouches du Rhône) Onychocella eryx (d'Orbigny) (Taf. 1, Fig. 5).

Eine kleine, ca. ein Dutzend Arten umfassende, noch unbearbeitete Tethys-Bryozoenfauna aus Frankreich wurde von mir bei Dieulefit (Provence) gesammelt. Die schlechte Erhaltung gestattet bisher noch keine Auswertung.

Die in der Regensburger Kreide meist nur selten vorkommenden Bryozoen sind, von einigen veralteten Angaben Gumbels (1968) abgesehen, noch unbearbeitet. Die kleinen schlecht erhaltenen Faunen aus dem oberturonen Großberger Sandstein und dem Betzensteiner Kreidekalk lassen zwar noch keine klare Zuordnung zum südlichen oder nördlichen Faunenbezirk erkennen, dürften angesichts der Verbindung der Regensburger Kreide mit dem helvetischen Bereich der Alpen jedoch mehr südlich als nördlich orientiert gewesen sein, zumal da auch die planktonischen Foraminiferenfaunen (Weiss 1982) eine enge Verbindung zur Tethys erkennen lassen.

Der nördliche Bereich

Die nördlichste bekannte, aber noch unbearbeitete kleine turone Bryozoenfauna aus dem Soester Grünsand, ehemals als Emscher-Gründsand angesehen und später mit dem Bochumer Grünsand parallelisiert, stammt von Mülheim/Ruhr (ehemalige Ziegelei Becker). Mit der oben genannten Turon-Fauna aus der Touraine besteht keine Übereinstimmung; die Mülheimer Fauna hat daher wohl vorwiegend Nord-Charakter. Aus den im Norden verbreiteten turonen Plänerkalken liegen nur Einzelfunde vor. Die auch hier meist in Bohrungen angetroffenen Arten Clinopora lineata (BEISSEL), Siphoniotyphlus tenuis (v. HAG.) und Kvarnbyella ornata (REUSS) (Taf. 5, Fig. 5-7) haben zwar nordischen Charakter, doch wurde die erstgenannte Art auch im Turon von Cučlin (CSSR) und die beiden letzteren im Turonpläner von Strehlen bei Dresden angetroffen. (Dort von REUSS 1874 als Lanceopora striolata und Filisparsa ornata beschrieben.) Kvarnbyella typica Brood, 1972 aus der Maastrichtium-Schreibkreide von Kvarnby in Schonen ist von Filisparsa ornata REUSS nicht verschieden. Diese Formen (Cenomanium -Maastrichtium) reichen demnach in der Plänerfazies bis in die sächsisch-böhmische Kreide hinein und könnten für eine ehemalige direkte Meeresverbindung zwischen Norddeutschland und der sächsischen Kreide sprechen.

4.3 CONIACIUM

Der südliche Bereich

Aus dem Tethysraum der nordspanischen Pyrenäenkreide liegt nunmehr eine auf einer Exkursion der "Coniacian-Maastrichtian Working Group" unter Führung von J. WIEDMANN 1981 gesammelte Fauna von ca. 80 Arten von der Lokalität Villamartin (Burgos) vor. Dieser noch nicht bearbeiteten Fauna kommt als ältester echter Tethys-Bryozoenfauna aus der oberen Kreide eine besondere Bedeutung zu. Sie enthält eine Reihe von Arten, die auch über das aquitanische Becken hinaus bis in die Vendée und das westliche Pariser Becken hinein verbreitet, sonst aber unbekannt sind. Sie können also mit Sicherheit als Südarten gelten. Dazu zählt neben einer Anzahl neuer Arten, die hier noch nicht genannt werden können, auch eine Reihe inkrustierender, jedoch meist ungünstig erhaltener Cheilostomata (Membranimorpha und Cribrimorpha). Auffallend ist gegenüber den nördlichen Faunen die ungewöhnlich große Häufigkeit der Meliceritites-Arten, z. B. Meliceritites royana Waters (Taf. 3, Fig. 1), (= Meliceritites arbuscula [Leymerie]), M. magnifica (D'Orb.) (Taf. 3, Fig. 2–3), M. tuberosa D'Orb., die den längst gehegten Verdacht bestätigen, daß die Fam. Meliceritididae, die freilich auch in allen anderen Oberkreidefaunen vertreten ist, ein vorwiegend südliches Faunenelement darstellt, zumal sie bis zum Maastrichtium in allen Südfaunen besonders häufig vertreten ist. Gemeinsame Arten mit dem aquitanischen Becken und dem SW-Rand des Pariser Beckens in der Fazies der "Craie de Villedieu" sind Onychocella aegon (D'Orb.) (Taf. 2, Fig. 3), O. aegle (D'Orb.) (Taf. 2, Fig. 4–5), O. cyntia (D'Orb.) (Taf. 2, Fig. 2), Rhynchotella frondosa (D'Orb.) (Taf. 1, Fig. 4), Semicavea variabilis D'Orb. und andere.

Trotzdem ist die Zahl gemeinsamer Arten mit dem aquitanischen Coniacium geringer als erwartet. Das hat seinen Grund auch darin, daß gegenüber den jüngeren Kreidestufen hier Bryozoenfaunen des Coniaciums weniger verbreitet sind. Die wenigen uns vorliegenen Coniacium-Bryozoen der Typlokalität Cognac vom "Park François I" sind schlecht erhalten und uncharakteristisch. Eine von CANU (1903b: 267) veröffentlichte, 42 Arten umfassende Faunenliste von Les Phelippeaux b. Jonzac (Char. mar.) entspricht nach diesem Autor ganz der klassischen Coniacium-Fauna von Villedieu (Indre-et-Loire). Er schließt daraus, daß damals die Meeresverbindung vom aquitanischen Becken zum Pariser Becken über die Straße von Poitiers ganz geöffnet war. Allegres nicht illustrierte Arbeit (32 Coniacium-Bryozoenarten des aquitanischen Beckens) (Allègre 1936) ist offenbar nicht frei von Fehlbestimmungen (z. B. Angabe der neokomen Heteropora arborea (Koch & Dunker) und Membranipora elliptica (v. HAG.), die im Coniacium noch nicht vorkommt. Charakteristische, von uns als Südarten angesehene Arten wie Meliceritites magnifica (D'ORB.), Semicytis (heute = Semicytella) disparilis D'ORB., Lichenopora elatior (D'ORB.), Plethopora (heute = Plethoporella) cervicornis D'ORB. und Onychocella santonensis (D'ORB.) sind nach Allegre bereits im aquitanischen Becken vertreten.

Die klassischen Fundorte Villedieu, Tours, Joué-les-Tours, St. Christophe (Indre-et-Loire) führen außer diesen Arten zahlreiche weitere nur aus diesem Raum bekannte Spezies, von denen besonders die charakteristische Onychocella nerei (D'Orb.) genannt sei, die ein Zähnchen am Distalrand der Opesie besitzt, sowie Cytis lanceolata D'Orb. und Unicytis falcata D'Orb. (Taf. 3, Fig. 7) sowie Diplodesmepora opposita Canu & Bassler (Taf. 3, Fig. 8–9), die nunmehr auch in der Vendée von J. M. VIAUD (Angers) gefunden wurden.

Der nördliche Bereich

Wie im Cenomanium und Turonium fehlt im Coniacium eine faziell vergleichbare Bryozoenfauna am Nordufer des Kreidemeeres. In Norddeutschland finden sich Bryozoen aus dem Coniacium im Flachwasserbereich nur als wenig charakteristische Einzelfunde in der östlichen subhercynen Kreidemulde (Koeneni-Mergel bei Halberstadt). Die neuerdings ins untere Coniacium gestellten obersten Plänerkalke (Schloenbachi- bzw. Deformis-Zone) in Westfalen lieferten bisher fast nur untypische inkrustierende Arten. Auch die noch unbearbeitete Coniacium-Schreibkreide von Lägerdorf (Holstein) ist vergleichsweise bryozoenarm, während in der Schreib-

kreide Englands (Chatham [Kent], Seaford [Sussex] u. a. Lo-kalitäten) und Nordfrankreichs an der Kanalküste (z. B. Fécamp und benachbarte Fundorte wie Vaucotte und Vattetot sur Mer) reiche Bryozoenfaunen vorkommen, die von denjenigen des Südbereichs recht verschieden sind. Wenn man hier auf die Gegenüberstellung von Nord- und Südarten nicht gänzlich verzichten will, so muß man auf die allein auf die Schreibkreide beschränkten Arten zurückgreifen, die im Süden fehlen.

Dabei muß man sich bewußt bleiben, daß dieser Faunenunterschied weniger auf einer klimatischen Distanz als auf Faziesunterschieden beruhen dürfte, da im Schreibkreidemeer ruhigeres Wasser in größerer Tiefe, verbunden mit anderen Sedimentationsbedingungen als im küstennäheren südlichen Bereich in der Touraine und im Gebiet der Loire anzunehmen ist. Da aber die Bodentemperaturen des tieferen Schreibkreidemeeres in jedem Fall niedriger waren und der Schreibkreidegürtel von England bis Rußland stets im Norden der Tethys gelegen war, so erscheint es doch einigermaßen gerechtfertigt, gewisse charakteristische Schreibkreidearten vorerst als Nordarten den typischen Südarten am SW-Rande des Pariser Beckens gegenüberzustellen. Da sich dieses Problem ebenso auch in den folgenden Oberkreidestufen vom Santonium bis zum Maastrichtium stellt, könnte man de facto mehrere hundert bisher nur aus der Schreibkreidefazies bekannte Arten als Nordarten bezeichnen. Solange jedoch die südlichen Faunen nicht besser bekannt sind, beschränken wir uns darauf, nur einige charakteristische Arten des Schreibkreidemeeres unter den Nordarten zu nennen. So wurden - neben zahlreichen anderen Spezies - bisher im anglopariser Becken Bicavea urnula D'ORB., Meliceritites durobrivensis GREGORY, Onychocella hersilia BRYDONE und die erekte cribrimorphe Art Escharipora filiformis D'ORBIGNY angetroffen. Die keulenförmige Clausa globulosa D'ORB. findet sich vom Cenoman bis zum Maastrichtium im ganzen Gebiet, ab Santonium auch in Norddeutschland.

4.4 SANTONIUM

Der südliche Bereich

Lange Zeit war die von REUSS (1854) aus der Gosau des Nefgrabens bei Rußbach (Salzkammergut) beschriebene kleine Fauna die einzige klassische mediterrane Bryozoenfauna aus dem Alpenraum. Ehemals als Turon eingestuft und so auch noch in der späteren Literatur behandelt, besteht diese fast ausschließlich aus auf Korallen aufsitzenden inkrustierenden, biogeographisch bisher nicht verwendbaren Formen von Stomatopora, Proboscina, Berenicea, "Membranipora", Pyripora, Onychocella (Genus-Namen nach derzeitiger Systematik) und einer cribrimorphen, von REUSS Cellepora scutigera benannten, sonst nicht bekannten Art, deren Original leider nicht auffindbar ist. Die einzige erekte Art Eschara biserialis REUSS ist Petalopora costata (D'ORB.), eine vorwiegend im Senon Englands und Frankreichs beheimatete cyclostome Art. Die später vom Taubensee b. Kössen (Tirol) von Voigt (1928) entdeckte Gosaubry ozoenfauna bereicherte diese um 5 erekte cyclostome Arten der Genera Mecynoecia, Reticulipora (= Reticrisina), Semicytis, Meliceritites und Foricula (1943 durch Kriegseinwirkung zerstört). Weiteres Material fand ich 1979 am Wetterkreuzberg bei Kössen und im Edelbachgraben b. Gosau. Prof. Hagn (München) überließ mir dankenswerterweise eine kleine Fauna von Oberaudorf auf benachbartem bayerischem Gebiet mit Homoeosolen gamblei Greg., Crisisina carinata (Roem.) und anderen erekten Formen. Leider handelt es sich bei fast allen diesen Formen um weit verbreitete Arten, die nicht für die Gosau bzw. für die Tethys charakteristisch sind. Diejenigen wenigen Arten, die möglicherweise als Südarten gelten können, sind entweder zu schlecht erhalten oder nicht charakteristisch genug. Allein ein kleines, mit einiger Sicherheit zu Meliceritites magnifica (D'Orb.) (Taf. 3, Fig. 2–3) zu stellendes Bruchstück, das vom Verfasser kürzlich im Nefgraben gefunden wurde, ist eine echte Südart.

Bei dem bisherigen fast gänzlichen Fehlen bezeichnender tethydischer Santonium-Bryozoen und der zu geringen Kenntnis gleichalteriger Faunen aus dem aquitanischen Bekken sind wir hier besonders auf die klassische Santonium-Fundstelle von Vendöme (Loir-et-Cher) am SW-Ende des Pariser Beckens angewiesen, wo eine tuffkreideartige Fazies, ähnlich wie im Oberturon der Touraine oder im Coniacium von Villedieu, eine reiche Bryozoenfauna vorhanden ist, die sich von derjenigen der Schreibkreidefazies des Santoniums im nördlichen und östlichen Pariser Becken durch das Auftreten gewisser, nur hier beobachteter Arten deutlich unterscheidet.

Von Vendôme sei hier D'Orbigny's Original von *Micropora undata* (D'Orbigny) (Taf. 1, Fig. 3) und von Les Roches dasjenige von *Filicea rhomboidalis* D'Orbigny (Taf. 3, Fig. 11) abgebildet.

Die D'Orbignyschen Santonium-Lokalitäten Saintes, Pérignac, Pécine, St. Léger u. a. im aquitanischen Becken ergaben nur wenig brauchbares Material oder existieren heute nicht mehr. Die bei Gregory (1899-1909) als Santonium angegebene Fundstelle Pons lieferte 1981 in einem Straßenanschnitt N Pons eine reiche, ihrer Zusammensetzung nach jedoch eher als Coniacium anzusprechende Fauna mit sehr engen Beziehungen zur "Craie de Villedieu". Die hier vorkommende Fauna ist derjenigen des Coniaciums in diesem Gebiet sehr ähnlich. Sie enthält neben Meliceritites magnifica (D'ORBI-GNY) (Taf. 3, Fig. 2-3), Meliceritites tuberosa (D'ORBIGNY), Foricula aspera (D'Orbigny) Diplodesmepora opposita CANU & Bassler (Taf. 3, Fig. 8-9), Ceata lamellosa (D'Orbigny), Spirentalophora ligeriensis (D'ORBIGNY) (Taf. 3, Fig. 16-17), die Cheilostomata "Flustrina" spatulata D'Orbigny (Taf. 1, Fig. 1), Rhynchotella frondosa (D'ORBIGNY) (Taf. 1, Fig. 4), Onychocella danae (D'Orbigny) (Taf. 1, Fig. 13), O. aegea (D'Orbigny), O. santonensis (D'Orbigny) und zahlreiche weitere, anscheinend auf den Südbereich beschränkte Arten. Das Genus Sulcocava, das nach unseren Erfahrungen wohl mehr in der Nordfauna zu Hause ist und im aquitanischen Becken und in der Tethys im Coniacium und Santonium zu fehlen scheint - S. lacryma D'ORB. von Royan ist eine zweifelhafte Art – ist jedoch im Raum Tours-Villedieu-Vendôme recht häufig und reicht hier mit der Art S. sulcata D'Orbigny (Taf. 5, Fig. 3) (nach CANU & BASSLER 1922: 174 und VOIGT 1973: 126) identisch mit S. cristata D'ORB.) in die tethydisch beeinflußte Region des Pariser Beckens hinein. Bemerkenswert ist, daß im südlichen Bereich, besonders im Coniacium und Santonium, eine Anzahl eigenartiger bilamellärer (eschariformer) Cheilostomata auftritt, die d'Orbigny unter dem heute für diese Formen ungültigen Namen Flustrella (z. B. Flustrella frondosa, (= Rhynchotella frondosa (d'Orbigny) (Taf. 1, Fig. 4), polymorpha, regularis, polypora, irregularis, inversa) und Flustrina beschrieben hat, die in der nördlichen Region nicht vorkommen und daher hier unter den Südarten aufgeführt werden. Von ihnen seien Rhynchotella frondosa (d'Orbigny) Taf. 1, Fig. 4) (= Fl. polypora d'Orbigny) und "Flustrina" spatulata d'Orbigny (Taf. 1, Fig. 1) hier abgebildet.

Ganz allgemein fällt auf, daß blattförmige bilamelläre Anasca, wie sie D'Orbigny in großer Zahl beschreibt, an den genannten französischen Fundorten sehr viel häufiger als in den Nordfaunen zu finden sind.

Der nördliche Bereich

Vom Nordufer des Santon-Meeres in Schonen (Lokalität Ringelesnätt) gibt Brood (1972: 88 ff) 20 Cyclostomata-Arten an, die sämtlich auch in das Campanium fortsetzen. Clausa globulosa d'Orbigny, "Hornera" sparsipora Hennig, Petalopora pulchella (Roemer) und Sulcocava sulcata gehören zu den hier als Nordarten betrachteten Formen. Eine kleine, noch unbearbeitete Fauna wurde erst kürzlich bei Särdal in Schweden am Ostufer des Kattegatts gefunden, von der Bergström (in Bergström et al. 1973) 6 Cyclostomata-Arten angibt.

Die reiche Flachwasser-Bryozoen-Fauna des subherzynen Kreide-Gebietes, von Voigt (1924) monographisch bearbeitet, weist eine gegenüber den übrigen Oberkreide-Bryozoenfaunen erheblich abweichende Zusammensetzung auf und fällt auch durch die Tracht der oft sehr dicken, massiven und knolligen Zoarien ganz aus dem Rahmen. Obwohl im nördlichen Harzvorland am Südufer des norddeutschen Kreidemeeres beheimatet, so ist sie dennoch mit der Südfauna durch zahlreiche ubiquitäre Arten verbunden. Ob der Charakter dieser Fauna auf Endemismus beruht oder allgemein nördliche Züge offenbart, ist unklar. Da aber doch manches an die Fauna der campanen schwedischen Trümmerkreide erinnert, scheint es gerechtfertigt, charakteristische Vertreter dieser subherzynen Fauna als Nordarten aufzufassen.

Die verschiedenen Lokalitäten dieser z. T. in konglomeratischer Trümmerfazies entwickelten Unter- und Mittelsanton-Schichten waren zum großen Teil jetzt stillgelegte Eisenerzschächte und Tagebaue, wie Grube Gr. Bülten, Grube Barbara bei Barbecke, Lengede-Broistedt, Vallstedt, ferner Aufschlüsse hei Gehrden b. Hannover, Salzberg bei Quedlinburg u. a. (Situationskärtchen [Abb. 1] bei Voigt 1979). Arten wie Pachyteichopora verrucosa (ROEMER) (Taf. 5, Fig. 2), Spiropora ingens VOIGT, "Fasciculipora" hustedti Voigt (Taf. 5, Fig. 8-11), "F." constricta Voigt, Filicea cincta Voigt, Semimultelea polytaxis Voigt, S. canui Voigt, Ceriocava incrustata (ROEMER) (Taf. 5, Fig. 12), ,, Reptomulticava" caespitosa (ROEMER), Lichenopora suecica HEN-NIG (oft über 10 cm groß bei Gr. Bülten), Sulcocava sulcata D'Orb. (Taf. 5, Fig. 3), Foricula nodulifera Voigt und Foricula acuminata VOIGT, Floridina multilamellosa VOIGT, Onychocella decipiens Voigt, an der jetzt erstmalig die Narben von Oralspinae nachgewiesen wurden (Taf. 4, Fig. 2-3). Lunulites martini (VOIGT), Volviflustrellaria volvox (QUEN-STEDT) (Taf. 4, Fig. 9-12) (= Lunularia incrustata Voigt) sind besonders charakteristische Repräsentanten dieser Fauna, die offensichtlich ehemals weiter in der nordeuropäischen Provinz verbreitet war, wie das Vorkommen von *Pachyteichopora verrucosa* (ROEMER) auch im Santonium von Bottrop (Westfalen) oder ein Fund von "*Fasciculipora" hustedti* VOIGT in der Maastrichtium-Tuffkreide von St. Symphorien bei Ciply b. Mons beweist.

In der Santonium-Schreibkreide von Lägerdorf sind die als Nordarten anzusprechenden Arten Onychocella hermione BRYDONE (Taf. 4, Fig. 5), Woodipora disparilis (D'ORB.) (Taf. 4, Fig. 7) und Meliceritella verticillata (D'ORB.) häufig. Die beiden letzteren sind in der Campanium- und Maastrichtium-Schreibkreide des mitteleuropäischen Bereiches, nicht aber südlich davon anzutreffen.

4.5 CAMPANIUM

Der südliche Bereich

Bryozoenfaunen des Campaniums sind aus dem alpidischen Tethysraum bisher nicht bekannt. Es ist daher ein günstiger Umstand, daß im aquitanischen Becken (Charente, Charente marit., Dordogne, Gironde) zahlreiche Fundstellen liegen, von denen bereits D'ORBIGNY viele Bryozoen-Arten beschrieben hat, und über die eine neuere ungedruckte These von Ducasse (1958) speziell über das Gebiet der Saintogne und des westlichen Périgord vorliegt. Faunenlisten gaben CANU sowie GILLARD (1940). Ein Teil dieser ganz oder teilweise dem Maastrichtium beziehungsweise Dordonien sensu ARNAUD zugerechneten Lokalitäten wie Royan, Aubeterre, Archiac, Meschers, Talmont, Le Caillaux u. a. wird heute aufgrund der Foraminiferen (NEUMANN 1980), (VAN HINTE 1966, 1979) bes. der Orbitoiden (VAN GORSEL 1973b) in das Campanium (sensu Coquand) eingestuft, während Séro-NIE-VIVIEN (1972a, 1972b), ARNAUD folgend, ein Maastrichtium-Alter der Orbitoides media und Siderolites vidali führenden Schichten vertritt. Da die typischen Maastrichtium-Großforaminiferen wie Omphalocyclus macroporus und Siderolites calcitrapoides sowie Lepidorbitoides minor hier noch fehlen, betrachten wir diese Schichten noch als Campanium.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so treffen wir hier bereits charakteristische Bryozoen der Maastrichter Tuffkreide des Obermaastrichtiums wie die Südarten Zonopora spiralis (GOLDF.) (Taf. 3, Fig. 10), Idmidronea ramosa (D'ORB.) (Taf. 3, Fig. 12-14), Stichopora clypeata v. HAG. (Taf. 2, Fig. 10) Escharifora muelleri (v. HAG.) und andere an, was durch den Temperaturanstieg im oberen Maastrichtium (VOIGT 1964) erklärt wird, der sich auch im Vordringen der Großforaminiferen, Rudisten, Riffkorallen und anderer südlicher Organismen äußert. GILLARD (1939) hatte daraus den umgekehrten Schluß gezogen, daß damals nördliche Arten in dieser Zeit nach Süden vorgedrungen seien. Diese Annahme verbietet sich allein schon daraus, daß es sich hier im Campanium um im Süden ansässige Formen handelt, die erst im Maastrichtium auch im Norden gefunden werden. Damit steht durchaus im Einklang, daß sich im Campanium der Charentes und Gironde Rudisten wie Orbignya lapeyrousi und Praeradiolites hoeninghausi finden, die erst später in der Maastrichter Tuffkreide erscheinen, deswegen aber nicht leitend für das Maastrichtium sein müssen.

Weitere Südarten, die in der nördlichen Schreibkreide des Campaniums und in Schweden völlig fehlen, sind u. a. die Cyclostomata Spiropora verticillata forma laevigata D'ORB., Osculipora royana D'ORB., Bicrisina cultrata D'ORB., Reticrisina girondina (D'ORB.), "Reteporidea" royana D'ORB., Chilopora cretacea CANU & BASSLER, Grammanotosoecia contorta CANU & BASSLER, Fasciculipora prolifera (v. HAGE-NOW), Meliceritites royana WATERS, Meliceritites magnifica (D'ORB.), Foricula aspera D'ORB., Foricula spinosa D'ORB., Semicrescis tubulosa D'ORB. und die Cheilostomata Discoflustrellaria doma D'ORB., Biflustra regularis D'ORB. (Taf. 2, Fig. 11), Biflustra prolifica D'ORB., Onychocella royana (D'ORB.), Onychocella arborea (D'ORB.), Onychocella girondina (D'ORB.) (Taf. 2, Fig. 1), Frurionella polymorpha (D'ORB.) (Taf. 2, Fig. 6-8), Escharifora circe D'ORB., Acoscinopleura artemis (D'ORB.), Pachythecella filiformis (D'ORB.) (non = Pachytheca filiformis bei Marsson 1887).

Wenn auch die Schelfkarbonate des aquitanischen Beckens (Plattformfazies nach Plaziat 1981) keine echte Schreibkreide darstellen, sondern meist etwas gröber, mehr detritisch (z. B. bei Royan) reicher an Quarz und bioklastischem Material und gewöhnlich auch härter sind, so lassen sie doch faziell am ehesten noch einen Vergleich mit der Schreibkreide zu, in der ähnliche ökologische Bedingungen geherrscht haben mögen (siehe hierzu die Lithofazieskarten und Profile bei SERONIE-VIVIEN 1972 b). Es wurden daher die sehr bryozoenreichen Schichten am Steilufer der Gironde bei Talmont und Le Caillaud und anderen Fundorten, die großenteils ganze Zoarien enthalten, auf ihren Bestand an Bryozoen und deren Vergleichbarkeit mit der Campanium-Schreibkreide von Lägerdorf-Kronsmoor und dem Campanium von Misburg untersucht. Dabei ergab sich, sowohl hinsichtlich der inkrustierenden als auch der erekten Formen, eine große Verschiedenheit der Faunen.

Leider bereitet die Identifizierung der z. T. noch unbeschriebenen Arten beider Gebiete Schwierigkeiten, da die reichen Gironde-Fundstellen, mit Ausnahme von Royan, wo die grob detritische Fazies auf flacheres und bewegteres Wasser schließen läßt, merkwürdigerweise D'Orbigny unbekannt geblieben sind. Aber selbst die klassische, von D'Orbigny relativ vollständig untersuchte obercampane Bryozoenfauna von Meudon (einschließlich der von Vigny b. Paris) zeigt mit den gleichaltrigen Fundstellen in der Charente maritime wenig gemeinsame Südarten wie z. B. Retecava clathrata (Goldfuss) (Taf. 3, Fig. 15), Fasciculipora prolifera (v. Hag.), Unicytis falcata D'Orbigny (Taf. 3, Fig. 7) und Stichopora clypeata v. Hag. (Taf. 2, Fig. 10), die aus dem nördlichen Campanium in England, Frankreich und Deutschland unbekannt sind.

Der nördliche Bereich

Das Campanium ist die einzige Oberkreide-Stufe, aus der eine echte Flachwasserfauna vom Nordufer des Oberkreidemeeres in Schweden bekannt ist. Trotz der Arbeiten von Hennig (1892, 1894) Voigt (1930) und Brood (1972), sind viele der charakteristischen Arten dieses Gebietes, besonders Cyclostomata, noch nicht beschrieben, von den zahlreichen, meist auf Geröllen inkrustierenden Cheilostomata-Arten ganz abgesehen. Die neuen Arten können daher hier nicht aufgeführt werden.

Als Nordarten nennen wir hier die Cyclostomata Petalopora pulchella (ROEMER), Petalopora arasloevensis Brood (Taf. 5, Fig. 13), Reptomulticava uva Hennig, Lichenopora suecica Hennig, Pachyteichopora punctata Voigt, Spiridmonea lundgreni Hennig, Plethoporella malmi (Hennig), "Hornera" sparsipora Hennig, Ceriopora bovista v. Hag.; von Cheilostomata seien Beisselina pachyphylla Voigt, Inversaria flabellula (v. Hag.) und die hier überall in der schwedischen Trümmerkreide überaus häufig vorkommende Solenonychocella hennigi Voigt (Taf. 4, Fig. 6) genannt.

Auf den litoralen oder sublitoralen Nordbereich beschränkt ist auch Spiropora suecica VOIGT & FLOR (Taf. 5, Fig. 15-17), die sich von der ubiquitären Sp. verticillata (GOLDF.) (Taf. 5, Fig. 14) durch viel dickere Zoarien, gelegentlich auftretende Kenozooecien und das vielfach verästelte Gonozooid unterscheidet und keineswegs ein Synonym der letzten Art (Brood 1972: 309) ist. Angehörige der Fam. Siphoniotyphlidae mit Siphoniotyphlus, Clinopora und Kvarnbyella und der Lunulitidae sind im Gegensatz zur Schreibkreidefauna ebenso wie der Coscinopleuridae hier sehr selten oder fehlend; auch sind die Melicerititidae hier seltener als in der Südfauna. Viel häufiger sind hingegen große Ceriopora-, Reptomulticava- und Lichenopora-Arten, ähnlich wie in der Santoniumfauna des subherzynen Beckens, die in der Tracht und Größe der Zoarien an die nördliche Küstenfauna des Campaniums erinnert.

Diese hier nur sehr unvollständig aufgeführte nördliche Litoralfauna weist nur geringe Beziehungen zur gleichaltrigen Schreibkreidefauna in Norddeutschland und im Anglo-Pariser Becken auf, wenn man von inkrustierenden und ubiquitären Formen absieht, welche hier nicht berücksichtigt werden können. Während in der Schreibkreidefauna des Campaniums von Meudon b. Paris, Vigny und Longuesse (Seine et Oise) bereits vereinzelt echte Südarten wie Fasciculipora prolifera v. HAG., Zonopora (= ,,Spiroclausa") spiralis (GOLDF.) (Taf. 3, Fig. 10), Unicytis falcata (Taf. 3, Fig. 7), Retecava clathrata (GOLDF.) (Taf. 3, Fig. 15) und weitere zahlreiche andere sonst in diesem Niveau bisher nicht angetroffene Arten vorkommen, welche diesem Gebiet eine Sonder- oder Übergangsstellung verleihen, hat die nördliche Schreibkreidefauna dieser Zeit einen eigenen Charakter.

Die weitaus meisten der von BRYDONE (1929–1936) in England beschriebenen erekten Cheilostomata des Campaniums und Maastrichtiums sind bisher aus dem Südbereich unbekannt. Dasselbe gilt für die Campanium-Fauna von Misburg und Höver b. Hannover und Lägerdorf-Kronsmoor in Holstein, wo eine horizontierte Großprobenserie, die von H. Ernst (Hamburg) entnommen wurde, zur Zeit bearbeitet wird. Die Fauna von Misburg (Voigt 1975) ist inzwischen durch Neuaufsammlungen von Herrn W. Pockrandt, Frau U. Schneemilch (Hannover) und Frau I. Krause (Wennigsen) erheblich vermehrt worden, die die Unterschiede gegenüber der Campanium-Fauna des aquitanischen Beckens noch deut-Jicher hervortreten lassen.

Wir nennen hier vorerst nur die z. T. schon aus älteren Oberkreide-Stufen im Nordbereich bekannten Cyclostomata-Arten Apatotervia minuta Voigt, Siphoniotyphlus tenuis (v. Hag.), Clinopora lineata (Beissel) (Taf. 5, Fig. 1) und Kvarnbyella ornata (Reuss) (Taf. 5, Fig. 5-7), die zuerst aus dem sächsischen Turonpläner beschrieben wurde, Meliceriti-

tes eleoides Voigt, Meliceritites meudonensis d'Orb., Meliceritella verticillata (d'Orb.) und die erekten Cheilostomata "Membranipora" weybournensis Brydone, "Vincularia" grania Brydone, Onychocella hermione (Brydone) (Taf. 4, Fig. 5), O. pockrandti Voigt, (Taf. 4, Fig. 1), O. inelegans (Lonsdale), O. clito (d'Orb.), Onychocella (?) quadrilatera Voigt (Taf. 4, Fig. 4), O. allas Brydone, Pavolunulites costata d'Orb., Tremocoscinopleura holsatica Voigt, Woodipora ("Vincularia") disparilis (d'Orb.), (Taf. 4, Fig. 7), Pnictoporopsis pontifera Voigt (Taf. 4, Fig. 14–15), und Porma portuosa Brydone.

4.6 MAASTRICHTIUM

Der südliche Bereich

Erst aus dem oberen Maastrichtium liegt uns wieder eine reichere Tethys-Bryozoenfauna von Puerto de Olazagutia (Navarra) (südliche Pyrenäenkreide) vor, die mit sehr zahlreichen südlichen Großforaminiferen wie Lepidorbitoides und Siderolites vergesellschaftet ist. Die diesbezügliche Arbeit von Barroso (1944), die 27 schlecht abgebildete Arten und zahlreiche Fehlbestimmungen aufweist, ist durch Neuaufsammlungen überholt und umfaßt wenigstens 90 Arten. Von ubiquitären Formen abgesehen, wurden hier folgende Arten angetroffen, die auch in der Maastrichter Tuffkreide des oberen Maastrichtiums vorkommen und wohl größtenteils als Südarten anzusehen sind: Idmidronea ramosa (D'Orbigny) = Idmonea macilenta v. HAGENOW (Taf. 3, Fig. 12-14), Osculipora repens (v. HAG.), Idm. dorsata v. HAG. (Taf. 3, Fig. 5-6), Retecava clathrata (GOLDF.) (Taf. 3, Fig. 15), Stichopora clypeata v. HAG. (Taf. 2, Fig. 10), Dimorphocellaria goldfussi (REUSS), Coscinopleura lamourouxi (v. HAG.) (Taf. 1, Fig. 2), Onychocellaria rhombea (v. HAG.), ,, Vincularia" canalifera (v. HAG.), Escharifora muelleri (v. HAG.), Onychocella cylindrica (v. HAG.), O. stigmatophora (GOLDF.), O. piriformis (GOLDF.), O. normani (PERGENS), Taenioporina arachnoidea (GOLDF.) (Taf. 1, Fig. 12), Ubaghsia reticulata (UBAGHS) und Fissuricella vermicularis Voigt. Von einem weiteren Fundort aus der Pyrenäenkreide (Salinas y Monte Perdido [Alto Aragon]) hatte FAURA Y SANS (1917) bereits 10 Arten, wenn auch meist nur mit cf. oder generisch bestimmte Arten genannt. Reiche Bryozoenvorkommen in der oberen Bona-Formation (Santon-Mittl. Maastrichtium) erwähnt MOERI (1977: 213) aus den Zentral-Pyrenäen, so daß künftig mehr über oberkretazische Bryozoen des Tethys-Raumes zu erfahren sein wird.

Die nordspanischen Vorkommen erfahren eine wichtige Ergänzung durch die bereits durch Leymerie (1851) bekannte Bryozoen-Lokalität vom Bois de Barade bei Gensac (Petites Pyrénées, Haute-Garonne) am S-Rande des aquitanischen Beckens, von wo eine reiche, größtenteils noch nicht bearbeitete Fauna des Ober-Maastrichtiums vorliegt. Wie bereits von Canu (1920: 209) festgestellt, ist die hier besonders häufige Art Escharites arbuscula Leymerie identisch mit Meliceritites royana Waters 1891 (Taf. 3, Fig. 1), einer ausgesprochenen Südart. Da jedoch die Art allein nach Leymeries Figur nicht wiederzuerkennen ist, geben wir dem Namen M. royana den Vorzug.

Auch bei GENSAC gibt es zahlreiche Arten der Maastrichter Tuffkreide; doch zeigt die Fauna auch Verschiedenheiten ge-

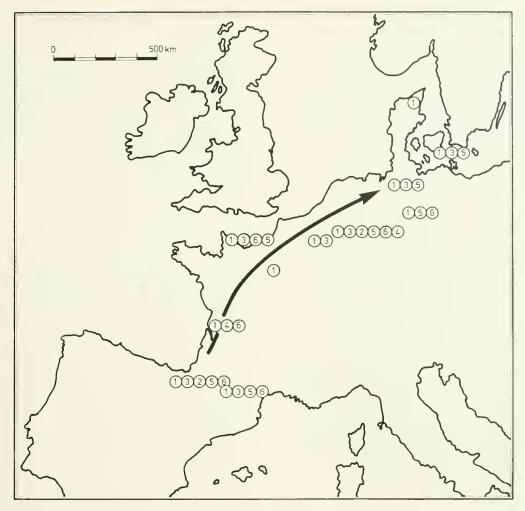


Abb. 3. Vorkommen von "Südarten (Nr. 1–6) im Obermaastrichtium des Nordbereichs. Der Pfeil bezeichnet ihre mutmaßliche Ausbreitung nach Norden. Fundortangaben wie in Abb. 1.

- 1 Stichopora clypeata V. HAG.
- 2 Taenioporina arachnoidea (GOLDF.)
- 3 Coscinopleura lamourouxi (V. HAG.)
- 4 Zonopora spiralis (GOLDF.)
- 5 Idmonea dorsata v. HAG.
- 6 Idmidronea ramosa (D'ORB.)

genüber der Bryozoenfauna von Olazagutia, besonders hinsichtlich der inkrustierenden Spezies. Wieviele davon Canu (1920) aus der nördlichen Pyrenäen-Maastrichtium-Kreide der Haute Garonne beschriebenen neuen Arten als Südarten gelten dürfen, bleibt noch zu untersuchen.

Der nördliche Bereich

Da im Obermaastrichtium, wie bereits mehrfach erwähnt, viele südliche Faunenelemente weit nach Norden vordringen (vgl. Abb. 3), wodurch eine Vermischung von Süd- und Nordfaunen stattfindet, stößt die Unterscheidung von Nord- und Südarten hier z. T. auf Schwierigkeiten. Dies gilt besonders für die überaus reiche Fauna der Maastrichter (einschließlich der Kunrader) Tuffkreide in Südholland (Voigt 1979a) und der Cotentin-Kreide in der Normandie. Beide enthalten zahlreiche südliche Bryozoen neben einer großen Anzahl von Arten, welche entweder endemisch oder vom Atlantik her eingewandert sind, im Süden jedoch noch nicht gefunden wurden. Das gilt ebenso für die zwischen beiden Vorkommen liegenden Fundstellen des Tuffeau von St. Symphorien und der Phosphatkreide von Ciply bei Mons (Belgien). Es erscheint daher geraten, die genannten Faunen vorerst bei

unserer Untersuchung solange nicht zu berücksichtigen, bis darüber gesicherte Daten vorliegen. Es kommt hinzu, daß im Gegensatz zum Campanium im Maastrichtium keine litoralen oder sublitoralen Küstenfaunen vom Nordufer bekannt sind, sofern man von Einzelfunden im Åhus-Sandstein oder Köpingesandstein oder von Balsvik in Schonen (HENNIG 1892, 1894) absieht. Letztere unterscheiden sich kaum von den Bryozoen des Campaniums. Demnach bleibt man im Maastrichtium vorläufig allein auf die Fauna der baltischen und der englischen Maastrichtium-Schreibkreide (Trimingham) angewiesen, wenn man ausgesprochene Nordarten als solche herausstellen will. Dies aber würde bedeuten, daß man de facto die meisten Arten der Maastrichtium-Schreibkreide als Nordarten bezeichnen müßte, weil sie im Süden nicht vorkommen oder – besser gesagt – noch nicht gefunden wurden. Unseren Untersuchungen dieser Schreibkreidefaunen beruhen auf folgenden Fundstellen:

Untermaastrichtium von Aachen, Hemmoor, Rügen (DDR), Moen, Kongslev auf Seeland (Dänemark), Trimingham (England) und dem Obermaastrichtium von Hemmoor, Stevns Klint und benachbarten Aufschlüssen und zahlreichen Gruben in Jütland sowie aus hunderten von Schreibkreideschollen und nordischen Geschieben.

Von diesen Lokalitäten haben v. HAGENOW (1839, 1840), Beissel (1865), Marsson (1887), Hennig (1892, 1894), Levin-SEN (1925), BRYDONE - in zahlreichen Arbeiten - besonders 1929, 1930 und 1936, Voigt (1930), Brood (1972) u. a. insgesamt viele hundert Arten beschrieben, die freilich z. T. heute der Revision bedürfen. Es fällt schwer, hier eine Auswahl besonders charakteristischer Formen zu treffen. Es seien daher nur folgende aufgeführt: Von Cyclostomata: Petalopora reticulata (MARSSON), Eohomera langethalii (v. HAG.), Desmepora semicylindrica (ROEM.), Canalipora articulata (v. HAG.) (Taf. 5, Fig. 4), von Cheilostomata; Stichopora pentasticha v. HAG. (Taf. 4, Fig. 13), Onychocella congesta (MARSSON), O. incarcerata (BRYDONE), O. gibbosa (MARSSON), Onychocella (?) quadrilatera (VOIGT) (Taf. 4, Fig. 4), Inversaria crassipes (Marsson), Lunulites beisseli Marsson (Taf. 4, Fig. 8), L. sella MARSSON, L. semilunaris v. HAG., Systenostoma asperulum Marsson, Columnotheca cribrosa Marsson (Taf. 4, Fig. 16), Beisselinopsis marginata (v. HAG.) (Taf. 4, Fig. 17), Porina pachyderma MARSSON, Bathystomella cordiformis (v. HAG.). Onychocella rowei BRYDONE, Woodipora disparilis (D'ORB.) (Taf. 4, Fig. 7) und Systenostoma asperulum (MARSSON) erscheinen bereits im Campanium.

Die im Maastrichtium in großer Artenzahl im Nord- und Südbereich auftretenden *Porina*- und *Beisselina*-Arten (Wiesemann 1963) bedürfen noch einer weiteren monographischen Bearbeitung, ehe sie für eine biogeographische Bearbeitung herangezogen werden können. Sie sind im Süden besonders häufig. Die Genera *Columnotheca* (Marsson), *Beisselinopsis* (Voigt), *Nephropora* Marsson und *Bathystomella* sowie

wahrscheinlich viele andere sind ganz auf den Nordbereich beschränkt.

Die reiche Bryozoenfauna des unteren Ober-Maastrichtiums von Ilten bei Hannover (Voigt 1951) enthält zahlreiche nur aus der Maastrichter und Kunrader Ober-Maastrichtium-Tuffkreide bekannte Arten neben deren charakteristischen südlichen Großforaminiferen (Lepidorbitoides minor, Siderolites calcitrapoides und Omphalocyclus macroporus). Ob dieses ganz isolierte Vorkommen harter Kalkarenitbänke mit mürberen, bryozoenreichen Lagen, ähnlich den Kunrader Kalken in Südlimburg, die normale südliche Randfazies des norddeutschen Schreibkreidegebietes oder eine lokale Fazies am West-Rande des Sarstedt-Sehnder Salzstockes darstellt, ist ungewiß. In jedem Falle beweist es aber das Vordringen südlicher Arten weit nach Norden im Ober-Maastrichtium (Abb. 2 und 3).

Die mit der nördlichen Maastrichtiumfauna trotz des Aussterbens zahlreicher Taxa eng verbundene Daniumfauna muß einer späteren Analyse vorbehalten bleiben, da eine tethydische Bryozoenfauna des Daniums – von den wenigen unsicheren von Kuhn (1930) aus der Klippenzone bei Wien beschriebenen Arten abgesehen – noch unbekannt ist. Die reiche Bryozoenfauna aus dem Danien der Krim, die erst zum kleinen Teil bearbeitet ist (VISKOVA 1972), hat trotz ihrer südlichen Lage durchweg nordischen Charakter, da sie der baltischen Daniumfauna sehr ähnlich ist.

Die Bryozoen des Daniums stehen denjenigen der Kreide viel näher als denen des Tertiärs.

5. RÜCKBLICK

Ein Rückblick auf die bisherigen Kapitel läßt keinen Zweifel darüber, daß die Bryozoenfaunen der Oberen Kreide in Europa auf relativ engem Raum von nur ca. 1600 km Länge erhebliche Differenzen aufweisen. Da diese Differenzierung im wesentlichen in SN-Richtung erfolgt, ist die Annahme gerechtfertigt, daß sie klimatisch bedingt ist, zumal sich die Bryozoen hier nicht anders verhalten als viele andere Bewohner des Oberkreidemeeres auch, für die eine klimatisch bedingte Zonierung längst bekannt ist. Dennoch erhebt sich immer wieder die Frage, wie weit ökologische, die Fazies bedingende Verhältnisse die stark faziesabhängigen Bryozoen in ihrer biogeographischen Verbreitung beeinflußt haben und eine temperaturbedingte Zonierung vortäuschen können, wie dies besonders im Gegensatz zwischen der Schreibkreidefauna und den sie randlich begleitenden Litoral- oder Sublitoralfaunen in höher energetischem Milieu und unter dem Einfluß terrigener Sedimentzufuhr zum Ausdruck kommt.

Solange wir aber einer Kreidebryozoenart noch nicht a priori ansehen können, unter welchen klimatischen Bedingungen sie gelebt hat, bleibt uns bei einem ersten Versuch einer biogeographischen Analyse nichts anderes übrig, als die derzeit bekannte regionale Verbreitung der einzelnen Arten zu registrieren und dann besonders charakteristische Taxa, ihrem Vorkommen entsprechend, als "Süd"- oder "Nord"-Art zu bezeichnen, wohlwissend, daß eine solche Zuordnung als allzu schematisch kritisiert und jederzeit

durch neue Funde überholt werden kann. Wenn wir dabei für die einzelnen Stufen jeweils einen "Süd"- und einen "Nord"-Bereich unterschieden haben, so bedeutet das lediglich, daß in dem einen Bereich gewisse charakteristische – neben vielen anderen beide Bereiche bevölkernden – Arten gefunden werden, die in dem anderen Bereich fehlen oder sehr selten sind. Daß eine diesbezügliche Trennungslinie (Abb. 1) zwischen Süd- und Nordbereich nur eine breite, in ständiger Oszillation begriffene Zone, abhängig von Meeresströmungen und klimatischen Veränderungen, darstellen kann, erscheint selbstverständlich.

Die hier vorgeschlagene Gruppierung in nördliche und südliche Faunenelemente ist auch nur unter der Voraussetzung zu verstehen, daß das Klima im Bereich des europäischen Ober-Kreidemeeres zwischen dem skandinavischen Festland und der Tethys trotz erheblicher Schwankungen (Voigt 1964) im ganzen warm, mindestens warm-gemäßigt bis subtropisch gewesen ist und kaum ein sehr starkes Temperaturgefälle geherrscht hat, daß aber andererseits auch neben anderen ökologisch wirksamen Faktoren von der Meerestiefe abhängige Temperatur-Unterschiede zwischen der Boden-Temperatur des tieferen Schreibkreidemeeres und der flacheren Küstenregionen zu berücksichtigen sind.

Bei alledem darf auch nicht übersehen werden, daß für die biogeographische Analyse tertiärer Bryozoenfaunen (DAVID & POUYET 1978, POUYET & DAVID 1979) sehr viel günstigere Voraussetzungen bestehen als für die Kreidezeit, aus der Bryozoenarten als lebende Klimazeugen nicht oder kaum mehr vorhanden sind. Zahlreiche Familien mit sehr charakteristischen Genera und Spezies, die hier als Nord- oder Südarten angesprochen werden, wie die Cheilostomata-Familien Siphoniotyphlidae Voigt, Celluliporidae Buge & Voigt, Leiosoeciidae Canu & Bassler, Clausidae D'Orbigny, Cavidae D'Orbigny, Cytisidae D'Orbigny, Corymboporidae D'ORBIGNY, Eleidae D'ORBIGNY (= Meliceritidae PERGENS), Ceidae D'Orbigny sind erloschen. Die in der Kreide dominierende Gattung Onychocella Jullien ist heute nur noch mit wenigen Reliktarten vertreten. Von den etwa 70 Cheilostomata-Familien, unter denen sich im Tertiär manche wichtigen Klimazeugen befinden, sind 26 erst postkretazisch entstanden und 9 bereits am Ende der Kreide ausgestorben (vgl. LARwood et alii im "Fossil-Record" 1967). So befinden sich zwar unter den vorherrschenden tertiären und rezenten Cheilostomata-Arten gute Zeugen für äquatoriales oder tropisches Klima, wie z. B. Metrarabdotos (CHEETHAM 1967), Steginoporella (Pouyet & David 1979), Herentia (David & Pouyet 1978) oder Celleporina (MORRIS 1979); aber die bisher in dieser Hinsicht untersuchten tertiären und rezenten Taxa reichen nicht bis in die Kreide zurück.

Schopfs Beobachtung (Schopf 1973), daß bei Cheilostomata die frontalen oder lateralen Avicularien bei niederen Temperaturen zu rundlicher, bei höheren hingegen zu spitzer Gestalt neigen, wäre ein wichtiges Kriterium, konnte aber an Kreidebryozoen bisher noch nicht kontrolliert werden, da wir ausgesprochene Kaltwasserbryozoen aus der Kreide noch nicht kennen. Weitere von Schopf aus der Literatur zitierte Kriterien über die Entwicklung und die Zahl von Avicularien in Abhängigkeit von der geographischen Breite verdienen weitere Nachprüfung, ebenso wie die Angaben von Morris (1979), daß an der pazifischen Küste der USA die Mündungen der Zooecien des rezenten Genus Celleporina in kühlerem Wasser an Größe abnehmen.

Eine weitere Aufgabe wird es sein, über die hier vorläufig vorgenommene Abgrenzung eines Süd- und Nord-Bereiches in Europa weitere kleinere biogeographische Regionen auszuscheiden, was die Grenzen dieser Arbeit überschreitet. Das betrifft insbesondere die Untercenomanfauna von Mülheim-Broich/Ruhr, die santone Bryozoenfauna des subherzynen Beckens und die sächsisch-böhmische Kreide-Bryozoenfauna, die hier kaum berücksichtigt werden konnte. Die Sonderstellung der Cotentin-Fauna des Unteren Obermaastrichtiums in der Normandie mit ihren Beziehungen zur Maastrichter Tuffkreide-Bryozoenfauna und die eng damit verbundene Frage eines atlantischen Einflusses von Westen her im Obermaastrichtium, ist ein Problem für sich. Unklar bleibt ebenfalls, ob ein Großteil der Fauna der Maastrichter Tuffkreide mit ihren ca. 300 Arten endemisch ist.

Noch ist es kaum möglich, über den hier behandelten Raum hinaus die Beziehungen zu den außereuropäischen Kreidebryozoenfaunen aufzuhellen, die im Gegensatz zu Europa recht unbedeutend und weit voneinander getrennt sind. (Einige relativ artenarme Faunen in den USA, Argentinien, Südafrika, Indien und den asiatischen Gebieten der USSR.) Arktische oder antarktische Kreidefaunen sind bisher unbekannt.

Im Vergleich zu der kosmopolitischen Verbreitung etwa der karbonischen und permischen Bryozoenfauna, über die neue biogeographische Studien von Charles Ross & J. R. P. Ross (1981) sowie von Ross (1978, 1979, 1981a, 1981b) vorliegen, und von der allein im Perm Chinas (JING-ZHI YANG & LIN-HUANG LU [1981]) 9 Provinzen unterschieden werden, befindet sich die Kenntnis der biogeographischen Verbreitung der Kreidebryozoen noch sehr im Rückstand. Auffallend ist, daß nach J. R. P. Ross die Entwicklung der spätpaläozoischen Bryozoenfaunen hauptsächlich im Tethys-Raum erfolgt.

Auch heute ist die Formenmannigfaltigkeit der Bryozoen in den Tropen am größten und nimmt polwärts allmählich ab (Schopf 1979: 456). Für die Oberkreide trifft dies jedoch offensichtlich nicht zu, da die überaus reichen Bryozoenfaunen dieser Zeit im Norden des Tethysgürtels beheimatet sind.

6. ANHANG

HETEROCONOPEUM n. g.

Derivatio nominis: Kombination von heteros (griech.) = verschieden und *Conopeum*

Generotypus: Membranipora janieresiensis CANU 1897, Cenoman-Turon (Taf. 1, Fig. 6-11)

Stratigraphische Verbreitung: Obere Kreide

Diagnose: Heteroconopeum n. g. unterscheidet sich von Conopeum Gray 1844 durch den Dimorphismus seiner Zooecien. Das erekte Zoarium besteht aus einem achsialen Stamm mit großen Zooecien und peripheren konzentrischen Lagen kleinerer, durch frontale Knospung entstandener Zooecien. Keine Avicularien oder Vibracularien, Ooecien und Dietellae. Kleine polygonale interzooeciale Lücken (Lacunae) zwischen den Zooecien konstant vorhanden.

Diskussion: Die rezenten Conopeum-Arten, über die eine spezielle Arbeit von BOBIN & PRENANT (1962) vorliegt,

sind meist unilamellär inkrustierend, können jedoch auch mehrschichtig oder erekt-bilamellär werden, besitzen jedoch niemals die Größen-Heteromorphie zwischen inneren und äußeren Zooecien.

Canu (1897: 150, Taf. 5, Fig. 1–3) hat die großen achsialen Zooecien zwar abgebildet, sie jedoch in seiner sehr kurzen Diagnose nicht erwähnt. Die enge Verwandtschaft mit der rezenten Gattung *Conopeum* ergibt sich aus dem Fehlen der Ooecien, Avicularien und Dietellae und dem Vorhandensein der kleinen Lacunae zwischen den Zooecienrändern, die kleine Avicularien oder Nanozooecien vortäuschen können.

Die Ähnlichkeit zwischen *H. janieresiense* und den von CANU & BASSLER (1936) aus der jung-oberkretazischen Ripley-Formation in Tennessee beschriebenen *Conopeum*-Arten *C. ovatum* und *prismaticum*, die wohl nur einer einzigen Spezies angehören, ist nur äußerlich. Wie die Untersuchung

eigenen Materials dieser Arten ergab, ist hier keine achsiale Partie mit größeren Zooecien vorhanden. Die spitzen "interopesial Cavities" sind Nanozooecien mit eigener Wand und Dietellae, welche auch die Zooecien aufweisen. Außerdem kommen große interzooeciale Avicularien vor, alles Merkmale, die Conopeum nicht besitzt. Es ist daher zweifelhaft, ob Conopeum überhaupt bereits in der Kreide auftritt. Auch Conopeum congestum (Volgt 1924: 197, Taf. 6, Fig. 12, hier fälschlich C. varians genannt) aus dem subherzynen Santonium gehört ebenso wenig hierher wie Conopeum damicomis Canu & Bassler (1920: 87, Taf. 3, Fig. 3–8) aus dem Mid-

wayan von Arkansas, die einen sehr verschiedenen Innenbau besitzt und von mir (1967: 40) zu *Dysnoetocella Voigt 1964 gestellt wurde*.

Vorkommen: Der Generotypus Heteroconopeum janieresiense (Canu) ist eine charakteristische Art des Turons in
der Touraine und kommt bereits im oberen Cenomanium
vor. Es handelt sich um eine typische Südart, die offenbar
auch in Tunis und in gleichaltrigen Schichten von Nigeria auftritt, von wo ich sehr ähnliche Stücke von Dr. E. Wozny (Zaria, Nigeria) erhalten habe.

7. LITERATURVERZEICHNIS

- Allègre, R. (1931): Quelques Membraniporidés du Crétacé de l'Aurès (Algérie). Bull. du Musée de l'Histoire Naturelle Paris 2. sér. 11: 163–166, Paris.
- (1936): Les Bryozaires du Coniacien des Charentes (sensu lato). Bull. Soc. géol. de France. Notes et Mémoires: 5. Sér. 6: 87–107, Paris.
- AZEMA, C. & VIAUD, J. M. (1979): Sur l'existence d'une flore du Sénonien infér. (Santonien) dans le Bassin de Commequiers (Vendée). C. R. Acad. Sc. Paris 288, Sér. D: 815–817, Paris.
- BARROSO, M. G. (1944): Briozoos dei Maestrichtiense de Olazagutia (Navarra). – Bolet. de la Real Soc. española de Historia Natura. 42: 287–297., Taf. 30–31, Madrid.
- BASSLER, R. S. (1953): Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. G. Bryozoa. R. C. Moore (Ed.): 1–253, 175 Abb. Geol. Soc. of America & Univ. of Kansas Press, Lawrence.
- BEISSEL, I. (1865): Über die Bryozoen der Aachener Kreidebildung. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem. II. 22. Deel: 1–92, Taf. 1–10, Haarlem.
- Bergstrom, J., Christensen, W. K., Johannsen, Chr. & Nor-Ling, A. E. (1973): An extension of Upper Cretaceous rocks to the Swedish west coast at Särdal. – Bull. Geol. Soc. of Denmark 22/2: 1–154, 12 Taf., Copenhagen.
- BROOD, Kr. (1972): Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia. Acta Universitatis stockholmiensis. Stockholm, Contr. Geol.: 1–404, 148 Abb., 78 Taf., Stockholm.
- BRYDONE, R. M. (1929–1936: Further notes on new or imperfectly known chalk Polyzoa I.: 1–40, Taf. 1–14, London 1929. Pt. II.: 39–60, Taf. 15–29, London 1930. Pt. III.: 61–90, Taf. 30–42, London 1936.
- BOBIN, G. & PRENANT, M. (1962): Les espèces françaises du genre Conopeum GRAY (Bryoz. chilostomes). – Cahiers de Biologie marine 3: 375–389, 5 Fig, Roscoff.
- CANU, F. (1897): Bryozoaires du Cénomanien des Janières (Sarthe).
 Bull. Soc. Géol. de France 3 Sér. 25: 146–157, 1 Taf., Paris.
- (1903 a): Contributions à l'étude des Bryozoaires fossiles. II.
 Description de quelques Membranipores de Tunisie. Bull.
 Soc. Géol. de France, 4. sér. 3: 659-661, Paris.
- (1903 b): Note sur la constance de la faune de Villedieu. Bull.
 Soc. Géol. de France, 4. sér. 3: 265–267, Paris.
- (1904): Les Bryozoaires fossiles d'Égypte. Bull. Inst. égyptien 4. sér. IV. 1–8, 'Taf. 1–2, Le Caire.
- (1920): Bryozoaires crétacés des Pyrénées. Bull. Soc. Géol. de France, 4. sér. 19: 186–211, Taf. 4–6, Paris.
- & BASSLER, R. S. (1920): North American early Tertiary Bryozoa. – Smiths. Inst., U.S. Nat. Museum, Bull. 106: 1–879, Taf. 1–162, 279 Fig., Washington.
- & (1926): Bryozoa in WADE, Br., The fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. U.S. Geol. Survey, Profess. Paper 137: 32–39, Taf. 4–6, Washington.
- CHEETHAM, A. H. (1967): Palaeoclimatic Significance of the Bryozoan *Metrarabdotos*. Transact. Gulf Coast Assoc. Soc. 17: 400–407. 6 Fig.

- CHRISTENSEN, W. K. (1976): Palaeobiogeography of Late Cretaceous belemnites of Europe. Paläont. Z. 50: 3–4: 113–129, 2 Fig., Stuttgart.
- DACQUÉ, E. (1903): Mitt. über den Kreidekomplex von Abu Roash bei Kairo. – Palaeontographica 30 (11): 337–392, Stuttgart.
- DAVID, L. & POUYET, S. (1978): Le genre Herentia GRAY, 1848. (Bryozoa, Cheilostomata). Systématique et Phylogenèse, Biostratigraphie et Biogéographie. – Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. H. S. 4: 167–193, 5 Fig., 2 Taf., Lyon.
- Delpey, G. (1940): Paléogéographie du Sud-Ouest de la France au Crétacé supérieur. Bull. Soc. d'Histoire naturelle de Toulouse, 73, 3 trimestre: 250–266 (2–18), 7 Fig., Toulouse.
- DENIZOT, G. (1949): La Craie dans l'Anjou et la vallée du Loir. Bull. de la Carte géologique de France, Nr. 225, 47 (1948): 67–78, 1 Fig., Paris.
- EPSTEIN, S. & LOWENSTAM, H. A. (1953): Temperature-Shell-Growth Relations of Recent and Interglacial Pleistocene Shoal-Water Biota from Bermuda. Journal of Geology, 61: 424–438, Chicago.
- DUCASSE, J. (1958): Les Bryozoaires maestrichtiens et campaniens de la Saintogne et du Périgord occidental: Répartition et valeur stratigraphique. – Ungedruckte These 3 cycle Univ. Bordeaux. No. d'ordre 152: 1–167, Taf. 1–25, Bordeaux.
- FAURA y SANS, M. (1917): Caracterización de la faune Bryozoaria del Maestrichtiense en el Monte Perdido (Pireneos centrales) del Alto Aragón. – Sociedad Española de Historia natural 17, 191–194, Madrid.
- FAVORSKAJA, T. A. (1980a): Neue spätkretazische Bryozoen aus Turkmenistan. In: Neue Arten fossiler Pflanzen und Invertebraten der USSR. Paläont. Institut, Akad, d. Wissensch. der USSR; Wissensch. Arbeitsgr. über Probleme, Wege u. Gesetzmäßigkeiten historischer Entwicklung pflanzlicher und tierischer Organismen. 5: 47–49, Taf. 15. (russisch), Moskau.
- (1980b): Bestand und Verteilung cheilostomer Bryozoen im Maastricht des östlichen Turkmenistan und des westlichen Usbekistan. – Bull. d. Moskauer Vereinigung der Naturforscher, Abt. Geologie 1980, 55: 70–75. (russisch), Moskau.
- FISCHER, J. Cl. (1970): Révision et essai de classification des Chaetetida (Cnidaria) postpaléozoiques. Ann. Paléont. Invertébrés, 56: 1–72, 35 Fig. (151–220), Taf. A–F, Paris.
- FRENEIX, S. (1960): Lamellibranches du Crétacé supérieur de France. (Protobranches, Prionodontes, Dysodontes [Pars]). Comptes rendus du Congrès des départements, tenu à Dijon 1959. Section des Sciences, Colleque sur le Crétacé français 1959: 175–248, Paris.
- FRIEG, Cl. (1980): Paläogeographische und ökologische Bedeutung von Korallenfaunen des Untercenoman und Unterturon am Kassenberg bei Mülheim/Ruhr. – Paläont. Z. 56, 1/2: 19–37.
 4 Abb, Stuttgart.
- GILLARD, P. A. (1939): Sur la présence de Bryozoaires dans le ,, pilé marin" de la Vienne. C. R. Soc. Géol. de France, 5. sér. 9: 86–89, Paris.
- (1940): Sur les Bryozoaires néocrétacés des environs de Royan. 1. Cheilostomata. – C. R. somm. Soc. géol. de France 5. sér. 10: 14–16, 2. Cyclostomata: 59–61, Paris.

- (1942): Sur la stratigraphie des calcaires crétaciques de la forêt de Touvois. – C. R. Soc. géol. de France, 5. sér. 12: 78–79, Paris.
- GOLDFUSS, G. A. (1820–1833): Petrefacta Germaniae. I. 1826, pt. 1: 1–76, Taf. 1–25; 1829; pt. 11: 77–164, Taf. 26–50; 1831, pt. 1II: 165–240, Taf. 51–71; 1833 pt. IV: 241–252, Düsseldorf. 11. Auflage (mit anderer Paginierung!) Leipzig 1862).
- GORSEL, J. T. van (1973): Helicorbitoides from southern Sweden and the origin of the Helicorbitoides – Lepidorbitoides lineage. – Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen. Proceedings, Ser. B, 76, 4: 273–286. 4 Taf., Amsterdam.
- (1973 a): The type Campanian and the Campan-Maastrichtian boundary in Europe. Geol. en Mijnbow. 52, 3: 141–146.
- Gregory, J. W. (1899): Catalogue of the Fossil Bryozoa in the Department of Geology. Brit. Museum (Nat. History), the Cretaceous Bryozoa. 1: 1–457, 64 Abb., 17 Taf., London.
 - — (1909): 2.: 1–346, 75 Abb., 9 Taf., London.
- GUMBEL, C. W. (1868): Geognost. Beschreibung des Ostbayerischen Grenzgebirges. – 968 S., 5 Karten, Gotha.
- HAGENOW, F. v. (1839–1840): Monographie der Rügenschen Kreide-Versteinerungen. Abt. 1, Phytolithen und Polyparien. Neues Jb. f. Min. 1839: 253–296, Taf. 4–5.
 - Abt. 2: 643-649, Taf. 9 (1840), Stuttgart.
- HAGENOW, Fr. v. (1851): Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung. 1–111, Taf. 1–12, Cassel 1851.
- HENNIG, A. (1892): Studier öfver Bryozoerne i Sveriges Kritsystem I. Cheilostomata. – Lunds Univ. Årskrift, 28: 1–48, Taf. 1–2, Lund.
- (1894): II. Cyclostomata. Lunds Univ. Årskrift, 30: 1–46,
 25 Fig., Lund.
- HILTERMANN, H. (1941): Ein litorales Paläozän in Norddeutschland.
 Z. deutsch. Geol. Ges. 93, 6: 250–269, Taf. 8-9, Stuttgart.
- HINTE, J. E. van (1966): Orbitoides from the Campanian type section. Pt. I–II. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings, Ser. B, 69, 1:79–110, 14 Fig., 18 Tab., 2 Taf., Amsterdam.
- (1979): The Coniacian, Santonian and Campanian Stratotypes. Lethaea 12: 183–186, Oslo.
- JELETZKY, J. A. (1948): Zur Kenntnis der Oberkreide der Dnjepr-Donetz-Senke und zum Vergleich der russischen borealen Oberkreide mit derjenigen Polens und Nordwesteuropas. – Geol. Fören. Förhandl. 70: 4: 583–602, Stockholm.
- JING-ZHI YANG & LIN-HUANG LU (1981): Geographical and stratigraphical distribution of Permian Bryozoa in China. – Recent and Fossil Bryozoa. LARWOOD, G. P. & NIELSEN, Cl. (Editors): 305–307, 3 Fig., Fredensborg.
- KAUFFMAN, E. (1973): Cretaceous Bivalvia. In: Atlas of Palaeogeography. HALLAM, A. (Editor). Elsevier Scientific Publishing Company: 353–383, 10 Fig., Amsterdam London New York.
- KUHN, O. (1930): Das Danien der äußeren Klippenzone bei Wien. Geol. u. Paläont. Abh., N. F. 17, 5: 495–576 (1–83), Jena.
- LARWOOD, G. P., MEDD, A. W., OWEN, D. E. & TAVENER-SMITH, R. (1967): Bryozoa. In: HARLAND, W. B. et al. ,,The Fossil Record". Geol. Soc. of London: 379–395, London.
- LECOINTRE, M. G. (1960): Le Turonien dans sa région type: La Touraine-Comptes rendus du Congrès des sociétés savantes de Paris et des départements tenu à Dijon 1959. Section des Sciences. Colloque sur le Crétacé supérieur français: 415–423, 3 Fig., Paris.
- LEVINSEN, G. M. R. (1925): Undersoegelse over Bryozoerne in den Danske Kridtformation. – NIELSEN, K. B. & MORTENSEN, Th. (Editors). Kgl. Danske Videnskabs Selskabs Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd. 8, Raekke 7, 3: 1–165 (283–445), 28 Fig., Taf. 1–8, Kopenhagen.
- LEYMERIE, A. (1851): Mémoire sur un nouveau type Pyrénéen parallèle à la craie proprement dite. – Mém. Soc. Géol. de France, sér. 2, vol. 4, 3: 177–202. Taf. 9–11, Paris.
- MARSSON, Th. (1887): Die Bryozoen der weißen Schreibkreide der Insel Rügen. – Paläont. Abhandl. 4, 1: 1–112, Taf. 1–10, Berlin.
- MARYANSKA, T. (1969): Bryozoa from the Uppermost Maastrichtian and Palaeocene Deposits of the Middle Vistula Gorge near Pulawy. Prace Muzeum Ziemi 14: 85–129, Taf. 1–13, Warszawa.

- MENORVAL, E. Basse de (1960): Le domaine d'influence boréale. Colloque sur le crétacé supérieur français Sous-section de Géologie. Section des Sciences. 84. Congrès des sciences savantes à Dijon: 799–814, Dijon.
- MIDDLEMISS, F. A., RAWSON, P. F. & NEWALL, G. (1971): Faunal provinces in space and time. Liverpool, See House Press: 1–236, Liverpool.
- MOERI, E. (1977): Óberkretazische Schelfsedimente in den Zentralpyrenäen zwischen Rio Segre und Llobregat. – Eclogae Geologicae Helvetiae 70, 1: 193–234, 11 Fig., Taf. 1–2, Basel.
- MORET, L. (1938): Contribution à la Paléontologie des couches crétacées et éocènes du Massif sud de l'Atlas de Marrakech. Service des Mines et de la carte géol. du Maroc, Mém. 49: 1–76, Taf. 1–12, Rabat.
- MORRIS, P. A. (1979): Pacific coast *Celleporina* GRAY (1848). Fossil and Recent System. Association Spec. Vol. 13: ,,Advances in Bryozoology": 467–490. LARWOOD, G. P. & ABBOTT, M. B. (Editors), Acad. Press, London and New York.
- NEUMANN, M. (1980): Observations micropaléontologiques à propos du Campanien et du Maestrichtien. – N. Jb. Paläont. Mh. 7: 417–427, Stuttgart.
- NOVAK, O. (1877): Die Bryozoen der böhmischen Kreideformation.
 Denkschr. Kais. Akad. Wissensch. Wien, 37, 2: 79–118,
 Taf. 1–10, Wien.
- Orbigny, A. d' (1851–1854): Paléontologie française, Terrain Crétacé, T. 5 Bryozoaires: 1–1192, 200 Taf., Paris.
- Peron, A. (1889–1890): Déscription des mollusques fossiles des terrains crétacés de la région sud des Hauts-Plateaux de la Tunisie, recueillis en 1885 et 1886 par M. Phil. Thomas. Exploration scientifique de la Tunisie S. 1–405, 31. Taf., Paris.
- PLAZIAT, J. Cl. (1981): Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 36: 263–320, 24 Fig., Amsterdam.
- POČTA, F. (1892): O Mechovkách z. Korycanských vrstev pod Kankem u Kutné Hory. – Česká Akad. Cisaře Frant. Josefa: 1–40, Taf. 1–4, (mit deutschem Text), Prag.
- POUYET, S. & DAVID, L. (1979): Révision systématique du genre *Ste-ginoporella* SMITT, 1873 (Bryozoa Cheilostomata). Géobios 12, 6–7: 763–817, 9 Fig., 4 Taf., Lyon.
- PRANTL, F. (1938): Lower Turonian Bryozoa from Predboj (Bohemia). Rozpravy statniho geologické bo Ústavu. 8: 1–71, Taf. 1–2. (Tschechisch mit engl Text.), Prag.
- REUSS, A. E. (1845–1846): Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Abt. 1. 1845: 1–58, Taf. 1–13. Abt. II. 1846: 59–148, Taf. 14–51, Stuttgart.
- (1854): Beitr. zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen, besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. – Denkschrift Kais. Akad. d. Wissenschaften, Wien, 7: 158 S., 31 Taf. (Bryoz. S. 133–138). Taf. 28, Wien.
- (1872): Die Bryozoen des unteren Quaders. In: H. B. GEI-NITZ, Das Elbthalgebirge in Sachsen. I. Teil: Der untere Quader. – Palaeontographica 20, 1: 97–144, 10 Taf., Cassel.
- (1874): Die Foraminiferen, Bryozoen und Ostracoden des Pläners ebenda. II. Teil: Der mittlere und obere Quader. – Palaeontographica 20, 2: 73–157, Taf. 20–28, Cassel.
- ROSS, J. R. P. (1979): Permian Ectoprocts in Space and Time. In: Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment. GRAY, J. & BOUCOT, A. J. (Editors), Oregon State Univ. Press: 259–276, Corvallis.
- (1978): Biogeography of Permian Ectoproct Bryozoans. Palaeontology 21, 2: 341–356, 5 Fig., London.
- (1981a): Late Palaeozoic ectoproct Biogeography. Recent and Fossil Bryozoa. LARWOOD, G. P. & NIELSEN, Cl. (Editors): 213–220, 3 Fig., Fredensborg.
- (1981b): Biogeography of Carboniferous ectoproct Bryozoa.
 Palaeontology 24, 2: 313–341, 10 Fig., London.
- ROSS, Ch. & ROSS, J. R. P. (1981): Biogeographical influences on late Paleozoic faunal distributions. – Recent and Fossil Bryozoa. LARWOOD, G. P. & NIELSEN, Cl. (Editors): 199–212, 8 Fig., Fredensborg.
- SCHOPF, Th. J. M. (1970): Taxonomic diversity gradients of ectoprocts and Bivalves and their geol. implication. – Geol. Soc. Am. Bull. 81: 3765–3768, Chicago.

- (1973): Ergonomics of Polymorphism: Its Relation to the Colony as the Unit of Natural Selection in Species of the Phylum Ectoprocta. In: Animal Colonies, BOARDMAN, R. S., CHEETHAM, A. H. & OLIVER, W. A. (Editors): 247–294, Stroudsburg.
- (1979): The Role of Biogeographic Provinces in Regulating Marine Faunal Diversity through Geological Time. In: Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment. GRAY, J. & BOUCOT, A. J. (Editors), Oregon State Univ. Press: 449–457, Corvallis.
- SÉRONIE-VIVIEN, M. (1972 a): Les Biozones du Sénonien en Aquitaine septemtrionale. Bull. Soc. linnéenne de Bordeaux, 2, 1: 20–24, 1 Taf., Bordeaux.
- (1972b): Contribution à l'etude du Sénonien en Aquitaine septentrionale. Ses Stratotypes: Coniacien, Santonien, Campanien. – Comité français de Stratigraphie. Centre National de la Recherche scientifique: 195 S., 44 Fig., Paris.
- STEFANI, de, C. (1913): Fossifi della creta superiore raccolti da Michele Sforza in Tripolitania. – Palaeontologica Italica 19, Pisa.
- TRUMPER, E. (1970): Die Großforaminifere *Lepidorbitoides* SILVE-STRI aus Bohrungen westlich Berlin und damit verbundene stratigraphische Probleme der höheren Oberkreide. – Jahrb. f. Geol. 1967: 251–273, Berlin.
- UBAGHS, J. G. (1865): Die Bryozoen-Schichten der Maastrichter Kreidebildung. – Nat. Hist. Ver. Preuss. Rheinlande u. Westfalen 22: 31–62, Taf. 2–3, Bonn.
- VISKOVA, L. A. (1972): Late Cretaceous cyclost. Bryozoa of the Wolga-river region and the Crimea. (russisch). – Academy of Sciences of the USSR. Transactions of the Palaeontological Institute 132: 1–36, Tal. 1–18, Moskau.
- VOIGT, E. (1924): Beitrage zur Kenntnis der Bryozoenfauna der sub-herzynen Kreidemulde. – Paläont. Z. 6, 2: 93–173, 192–247, 11 Fig., Taf. 3–8, Stuttgart.
- (1928): Bryozoen aus dem Gosauvorkommen am Taubensee bei Kössen in den Nordtiroler Kalkalpen. – Centralbl. f. Min. etc. 1928, Abt. B, 7: 443–448, Stuttgart.
- (1949): Cheilostome Bryozoen aus der Quadratenkreide Nordwestdeutschlands. – Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg 19: 1–49, Taf. 1–11, Hamburg.
- (1951): Das Maastricht-Vorkommen von Ilten bei Hannover und seine Fauna, mit besonderer Berücksichtigung der Großforaminiferen und Bryozoen. – Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg 20: 15–109, 10 Taf., Hamburg.
- (1957): Bryozoen aus dem Kreidetuff von St. Symphorien bei Ciply (Ob. Maastrichtien). – Bull. Inst. royal des Sciences nat. de Belgique. 33, No. 43: 1–48, Taf. 1–12, Bruxelles.
- (1960): Bryozoen und andere benthonische Kleinfossilien aus dem Liechtensteiner Kreideflysch. – Abh. deutsche Akad. der Wissenschaft, Berlin Kl. III, 1: 225–234. Taf. 2, (KRAUS-Festschrift), Berlin.
- (1962): Oberkreidebryozoen des Europäischen Teils der UdSSR und einiger anliegender Gebiete. – Verlag Moskauer Universität: 1–66, Taf. 1–28 (russisch), Moskau.

- (1963): Orbitoidenführendes Kieselgestein als nordisches Geschiebe aus der Umgebung von Hamburg. (Ober-Maastrichtien, Obere Kreide.) Zur Paläoklimatologie der Oberkreide. Geol. Jb. 80: 495–512, 2 Taf., Hannover.
- (1964): Zur Temperatur-Kurve der oberen Kreide in Europa.
 Geol. Rdsch. 54: 270–317, 12 Abb., Stuttgart.
- (1967): Oberkreide-Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR. – Mittl. Geol. Staatsinstitut Hamburg 36: 5–95, 2 Abb., Taf. 1–34, Hamburg.
- (1968): On the Cretaceous age of the so-called Jurassic Cheilostomates Polyzoa (Bryozoa). A contribution to the knowledge of the Polyzoa-Fauna of the Maastrichtian in the Cotentin (Manche). Bull. of the Brit. Museum (Nat. History). Geology 17, 1: 1-45, 2 Fig., Taf. 1-8, London.
- (1973): Bryozoen aus dem Santon von Gehrden b. Hannover.
 I. Cyclostomata. Ber. Naturhist. Ges. 117: 111–147, Taf. 7–14, Hannover.
- (1975): Bryozoen aus dem Campan von Misburg bei Hannover.
 Ber. Naturhist. Ges. 119: 235–277, Taf. 1–6, Hannover.
- (1977): Infundibulipora huckriedei n. sp. (Bryoz. Cyclostomata) from the Upper Cretaceous of Iran and western Europe.
 (With remarks on the genus Infundibulipora BROOD 1942. –
 J. Palaeont. Soc. India, 20: 230–236 (for 1975), Lucknow.
- (1979 a): Bryozoen der Kunrader Schichten in Süd-Limburg.
 Grondboor en Hamer 33, 2: 33–88, Taf. 1–14. Oldenzaal.
- (1979 b): Vorkommen, Geschichte und Stand der Erforschung der Bryozoen des Kreidesystems in Deutschland und benachbarten Gebieten. In: Aspekte der Kreide Europas.
 JUGS Series A, 6: 171–210, 7 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- WANNER, J. (1902): Die Fauna der obersten weißen Kreide der libyschen Wüste. Paläontographica 30. II. 1883–1903: 91–152.
 Tab. 13–19, Stuttgart.
- Weiss, W. (1982): Planktonische Foraminiferen aus dem Cenoman und Turon von Nordwest- und Süddeutschland. – Palaeontographica A, 178: 49–108, 9 Abb., 6 Taf., Stuttgart.
- WIEDMANN, J., BUTT, A. & EINSELE, G. (1982): Cretaceous stratigraphy, environment and subsidence, history at the Moroccan continental margin. – In: Geology of the Northwest African Continental Margins, v. RAD, V., HINZ, K., SARNTHEIM, M. & SEIBOLD, E. (Eds.): 366–395, 18 Fig., Berlin, Heidelberg, New York.
- WIESEMANN, G. (1963): Untersuchungen an der Gattung Beisselina
 CANU 1913 und ähnl. Bryozoen (Maastrichtien, Danien,
 Montien). Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg 32: 5–70,
 Taf. 1–12, Hamburg.
- ZUFFARDI-COMERCI, R. (1927): Fauna del ne-cretacio della Tripolitania. Bolletino del R. Uffic. Geolog. d'Italia 52, 12: 11(1)–28(12), Roma.

Bemerkungen zu den Tafelerklärungen:

Die Originale zu den Figuren befinden sich, soweit nicht anders angegeben, in der Coll. Voigt des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Hamburg. Die Nummern beziehen sich zugleich auf den Photokatalog der Coll. Voigt.

Die Genusnamen, unter denen die Art zuerst beschrieben wurde, sind in eckigen Klammern [] hinzugefügt.

Die mit * versehenen Figuren sind REM (Scan)-Aufnahmen.



Südarten (Cheilostomata)

- Fig. 1. "Flustrina" spatulata D'Orbigny. Bruchstück des bilamellären Zoariums, die kleinen paarigen Avicularien zwischen den Aperturae und vereinzelte große interzooeciale Avicularien zeigend.

 Santonium, Vendöme (Loir-et-Cher, Frankreich). Colf. Voigt Nr. 9638, × 20.
- Fig. 2. ** Coscinopleura lamourouxi (v. HAGENOW) [Eschara], bilamelläres Bruchstück, die kleinen Cavernen zwischen den Zooecien und die randlichen, schlecht sichtbaren Vibracularien zeigend.

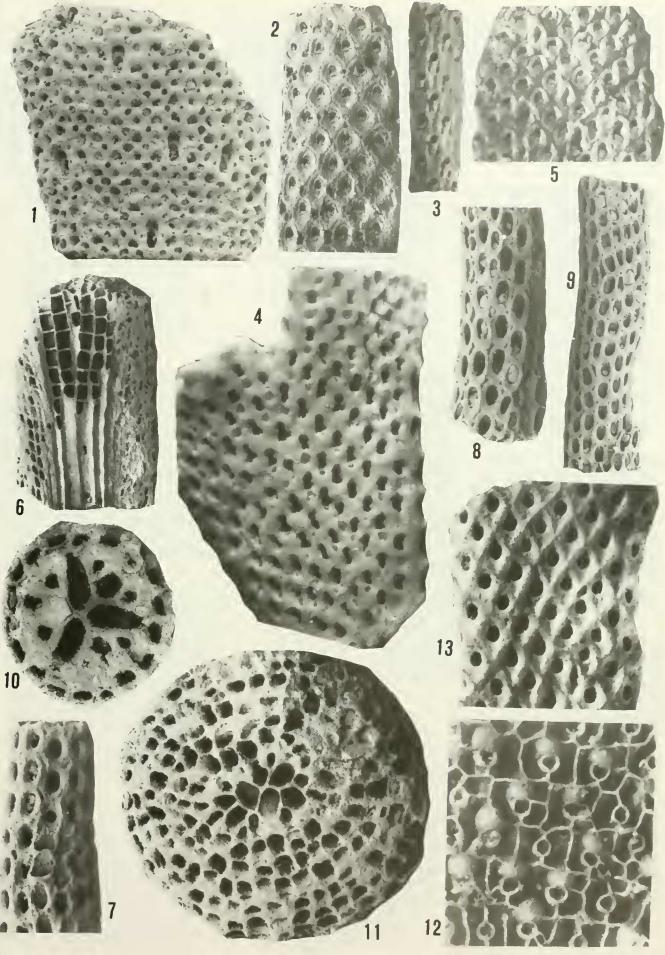
 Ob. Maastrichtium, Olazagutia (Navarra, Spanien). Coll. Voigt Nr. 9623, × 20.
- Fig. 3. Micropora undata (D'Orbigny) [Vincularia] Zylindrisches Bruchstück.
 Santonium, Vendôme (Loir-et-Cher, Frankreich). Holotypus, Coll. D'Orbigny Nr. 7750,
 Mus. d'Histoire Naturelle, Paris. × 20.
- Fig. 4. Rhynchotella¹) frondosa (D'Orbigny) [Flustrella]. Bilamelläres Bruchstück, mit kleinen frontalen Avicularien und großen randlichen Avicularien, die den gezackten Rand bilden. Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich). Holotypus, Coll. D'Orbigny Nr. 7852, Mus. d'Histoire Naturelle, Paris, × 20.
- Fig. 5. Onychocella eryx (D'Orbigny) [Eschara]. Bilamelläres Bruchstück.

 Turonium, Martigues (Bouches du Rhone, Frankreich). Holotypus, Coll. D'Orbigny
 Nr. 7881. Mus. d'Histoire Naturelle, Paris. × 20.
- Nr. 7881, Mus. d'Histoire Naturelle, Paris, × 20.
 Fig. 6-11.* Heteroconopeum janieresiense (CANU) [Membranipora].
 - Fig. 6. Längsschnitt des zylindrischen multilamellären Zoariums, das achsiale Bündel großer Zooecien, umgeben von den äußeren Lagen der kleinen Zooecien, zeigend Coll. VOIGT Nr. 9705, × 10.
 - Fig. 7. Distal-Ende des Zoariums, die großen Zooecien der Achse zeigend. Coll. VOIGT Nr. 9717, × 18.
 - Fig. 8. Ähnliches Exemplar mit den großen inneren Zooecien. Coll. VOIGT Nr. 9720, × 20
 - Fig. 9. Bruchstück mit den kleinen äußeren Zooecien. Coll. VOIGT Nr. 9727, × 20.
 - Fig. 10. Querschnitt eines jungen Zoariums, die großen Zooecien des achsialen Bündels umgeben von der ersten äußeren Lage kleiner Zooecien. Coll. VOIGT Nr. 9704, × 45.
 - Fig. 11. Querschnitt eines alten Zoariums mit vielen äußeren Zooecienlagen. Coll. VOIGT Nr. 9635, × 30.
 - (Fig. 6, 8-11 Ob. Turon, La Chartre sur le Loir; Fig. 7 Ob. Turon, Sougé (Loir-et-Cher, Frankreich)).
- Fig. 12. Taemoporma arachnoidea (GOLDFUSS) [Eschara]. Ausschnitt des bilamellären Zoariums mit zahlreichen Ooecien.

 Ob. Maastrichtium, Maastricht. Holotypus. Coll. Paläont. Institut Universität Bonn, × 20.
- Fig. 13. Onychocella danae (D'Orbigny) [Eschara] Teilansicht des bilamellären Zoariums mit einigen Avicularien. Holotypus. Coll. D'Orbigny Nr. 7847, Mus. d'Histoire Naturelle Paris.

 Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich), × 20.

¹⁾ Das von CANU (1900) eigens für diese Art errichtete Genus (Subgenus) Rhynchotella wird für diese eigenartigen bilamellären Formen hier vorerst beibehalten und nicht als Synonym der rezenten Gattung Rhamphonotus NORMAN 1894 (BASSLER 1953 im Treatise S. G 166) angesehen, die auch keine großen, den gezackten Rand bildende Avicularien besitzt.



Voigt, E. Tafel 1

Südarten (Cheilostomata)

Onychocella girondina (D'ORBIGNY) [Eschara]. Bilamelläres Bruchstück mit Ooecien und Fig. 1. Ob. Campanium, Royan (Charente maritime, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9631, × 20. Onychocella cyntia (D'ORBIGNY) [Eschara]. Bilamelläres Bruchstück mit Avicularium Fig. 2. oberhalb der Mitte. Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich). Holotypus. Coll D'Orbigny, Paris, Nr. 7842, × 20. Onychocella aegon (D'ORBIGNY) [Eschara]. Bilamelläres Bruchstück mit Avicularien und Fig. Ooecien. Coniacium, Villedieu (Indre-et-Loire, Frankreich). Coll. Voigt Nr. 4534, × 20. Onychocella aegle (D'ORBIGNY) [Eschara]. Fig. 4- 5.* Fig. 4. Bilamelläres Bruchstück mit kleinen Avicularien, × 15. Fig. 5. Vergrößerter Ausschnitt mit Avicularium, × 50. Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9626. Frurionella polymorpha (D'ORBIGNY) [Flustrella]. Fig. 6- 8.* Fig. 6-7. Verschiedene Ansichten des bilamellären Zoariums mit kleinen frontalen Avicularien. Fig. 6. Coll. Voigt Nr. 9630, × 20. Fig. 7. Coll. Voigt Nr. 9702, × 36. Fig. Innenansicht der Zooecien, die massive Frontalwand zeigend. Ob. Campanium, Royan, (Charente maritime, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9725, × 50. 9.* Euritina welschi CANU. Bilamelläres Zoarium mit Avicularien und Ooecien. Fig. Ob. Turon, Bois de Gareau (Sarthe, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9629, × 20. 10.* Stichopora clypeata v. HAGENOW. Oberseite des schildförmigen Zoariums. Fig.

Biflustra regularis D'ORBIGNY. Bilamelläres Bruchstück.

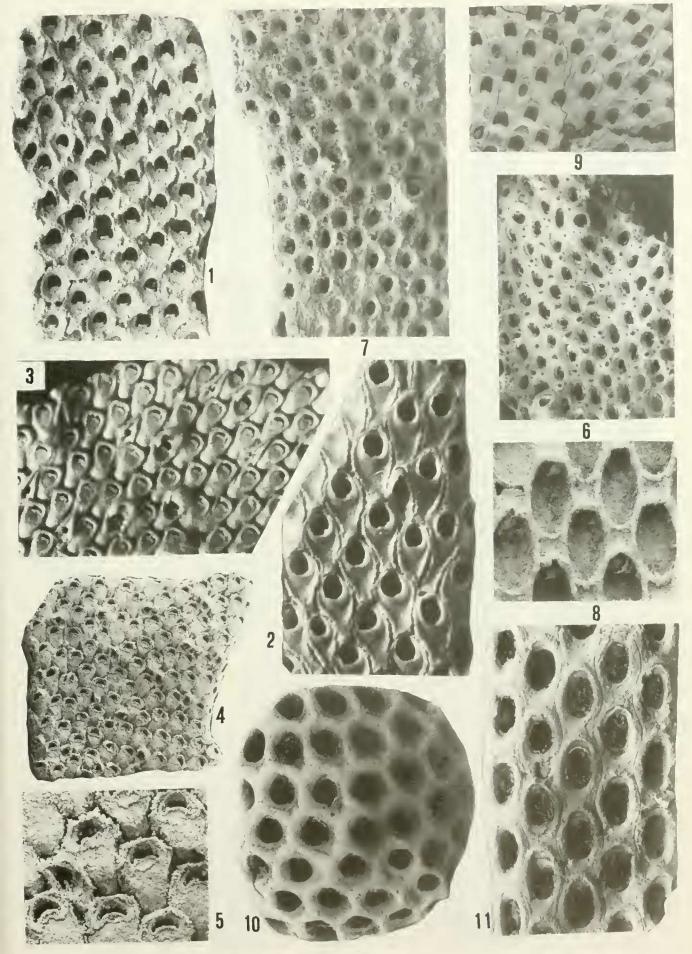
 \times 20.

11.*

Fig.

Ob. Maastrichtium, St. Pietersberg b. Maastricht (Niederlande). Coll. VOIGT Nr. 9703,

Campanium, Brossac (Charente, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9722, × 20.



Voigt, E. Tafel 2

Südarten (Cyclostomata)

- Fig. 1.* Melicerittes royana WATERS. Mit spitzem Avicularium unterhalb der Bildmitte. Coniacium, Villamartin (Burgos, Spanien). Coll. VOIGT Nr. 9622, × 25.
- Fig. 2– 3." Meliceritites magnifica (D'ORBIGNY) [Multelea] Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich). Fig. 2 Coll. VOIGT Nr. 9628, × 12; Fig. 3, × 25.
- Fig. 4. Foricula pyrenaica D'Orbigny.

 Cenomanium, Source salée bei Rennes les Bains, (Audes Frankreich), Holotypus, Coll.

 D'Orbigny, Mus.d'Histoire Naturelle Paris, Nr. 6566, × 12.
- Fig. 5– 6.* Idmonea dorsata v. Hagenow.
 Ob. Maastrichtium, Olazagutia (Navarra, Spanien). Fig. 5 Frontalansicht, Fig. 6 Dorsalansicht. Coll. Voigt Nr. 9618 a u. b, × 12.
- Fig. 7. Unicytis falcata D'Orbigny.
 Coniacium, Joué-les-Tours (Indre-et-Loire, Frankreich). Lateralansicht. Coll. Voigt,
 Nr. 4453, × 12.
- Fig. 8– 9.* Diplodesmopora opposita CANU & BASSLER.
 Fig. 8 Frontalansicht × 25; Fig. 9 Lateralansicht, die gut erhaltenen, weit abstehenden
 Faszikel zeigend × 20;
 Coniacium, Tours (Indre et Loire, Frankreich). Coll. VOIGT, Nr. 9627.
- Fig. 10.* Zonopora spiralis (GOLDFUSS) [Ceriopora].

 Ob. Campanium, Royan (Charente maritime, Frankreich). Coll. VOIGT, Nr. 9624, × 12.
- Fig. 11. Filicea rhomboidalis D'Orbigny.
 Santonium. Les Roches (Loir-et-Cher, Frankreich). Holotypus. Coll. D'Orbigny, Mus. d'Histoire Naturelle, Paris, Nr. 8378, × 12.
- Fig. 12–14. Idmidronea ramosa (D'ORBIGNY) [Idmonea] (= Idmonea macilenta v. HAGENOW).

 Ob. Maastrichtium, Grube Curfs, Gem. Berg b. Maastricht (Niederlande).

 Fig. 12* Lateralansicht, Coll. VOIGT, Nr. 9723, × 20.

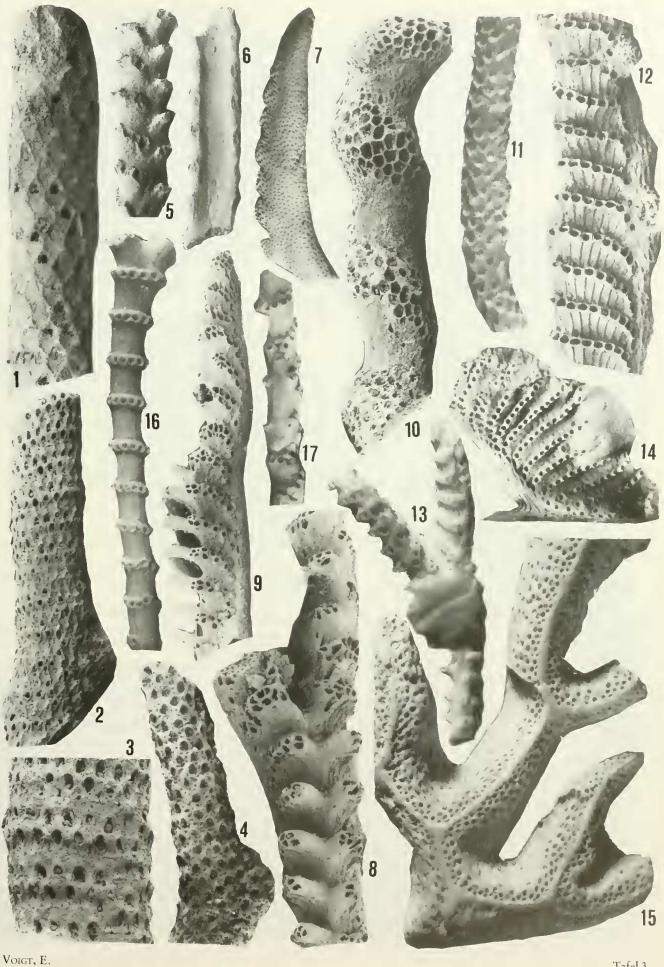
 Fig. 13 Frontalansicht mit Gonozoid. Coll. VOIGT, Nr. 9724, × 12.

 Fig. 14 Basis mit Gonozoid, Coll. VOIGT, Nr. 4165, × 12.
- Fig. 15.* Retecava clathrata (GOLGFUSS) [Retepora].
 Ob. Maastrichtium, Maastricht (Niederlande). Holotypus, Coll. Paläont. Inst. Univ.
 Bonn, × 12.
- Fig. 16–17. Spirentalophora ligeriensis (D'Orbigny) [Spiropora].

 Coniacium, Tours (Indre-et-Loire, Frankreich).

 Fig. 16 Dichotomes Stück; Coll. VOIGT Nr. 5498, × 12.

 Fig. 17 Fragment mit Gonozoid. Coll. VOIGT Nr. 4700, × 12. (Fig. 16–17 nach VOIGT & FLOR 1970).



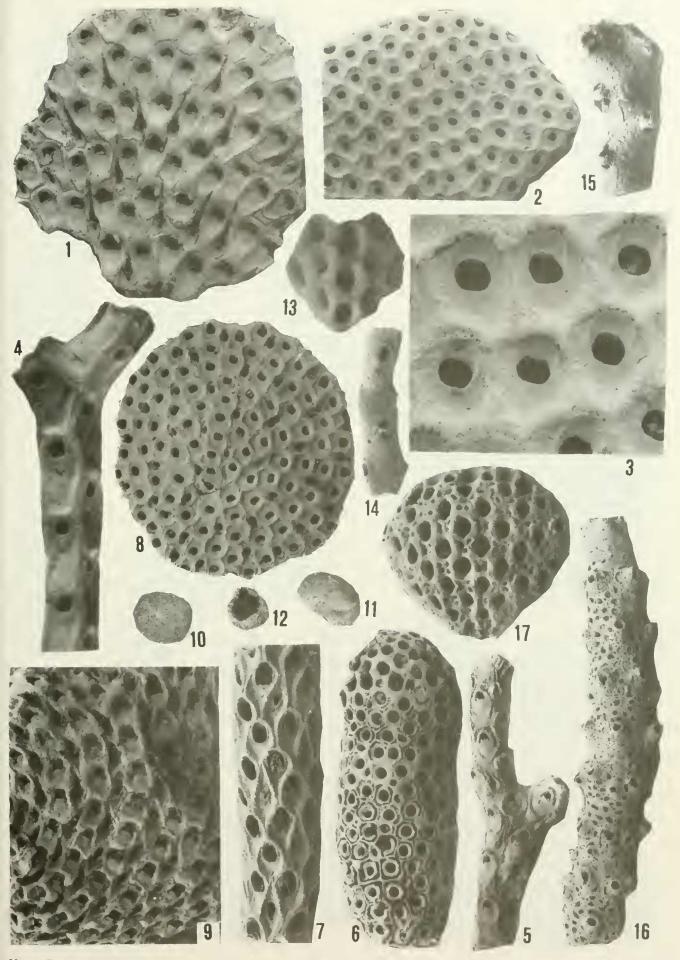
Nord-Arten (Cheilostomata)

- Onychocella pockrandti VOIGT, bilamelläres Zoarium, die spitzen Avicularien und einige Oecien zeigend.
 Unt. Maastrichtium, Grube Saturn b. Kronsmoor (Holstein). Coll. VOIGT Nr. 9706, × 20.
- Fig. 2- 3.* Onychocella decipiens VOIGT. Fig. 2 bilamelläres Zoarium, × 20; Fig. 3 vergrößerter Ausschnitt, × 45, die punktförmigen Spinalmarken über der Apertura zeigend. Santonium, Grube Broistedt b. Peine (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 9634.
- Fig. 4. Onychocella (?) quadrilatera VOIGT [Vincularia], dichothomes Bruchstück. Ob. Maastrichtium, Stevns Klint (Seeland, Dänemark). Coll. VOIGT Nr. 4558, × 20.
- Fig. 5.* Onychocella hermone BRYDONE, 2 schmale Bruchstücke mit spitzen Avicularien.
 Ob. Maastrichtium, Grube Saturn bei Kronsmoor (Holstein). Coll. VOIGT Nr. 9710,
 × 20.
- Fig. 6.* Solenonychocella hennigi VOIGT, Bruchstück des zylindrischen Zoariums mit kleinen Avicularien und ringförmig die Opesien umgebenden Cavernen.

 Ob. Maastrichtium, Hemmingslycke (Schonen, Schweden). Coll. VOIGT Nr. 9633, × 20.
- Fig. 7.* Woodipora disparilis (D'ORBIGNY) [Vincularia], mit großen spitzen Avicularien. Ob. Campanium, Vigny b. Paris (Seine et Oise, Frankreich). Coll. VOIGT Nr. 9711, × 20.
- Fig. 8.* Lunulites beisselt MARSSON. Scheibenförmiges Zoarium mit schmalen Vibracularien am Anfang neuer Zooecienreihen.
 Unt. Maastrichtium, Hemmoor (Niedersachsen). Coll. Voigt Nr. 9715, × 15.
- Fig. 9-12. Volviflustrellaria volvox (QUENSTEDT) [Cellepora].
 - Fig. 9* Teilansicht des spiral eingerollt gewachsenen kugeligen Zoariums. Coll. VOIGT Nr. 9714, × 20.
 - Fig. 10–11 Zoarien nat. Größe. Fig. 10, Coll. VOIGT Nr. 8816; Fig. 11 Coll. VOIGT Nr. 8817
 - Fig. 12 Zoarium aufgebrochen, im Inneren ein Eisen-Erzgeröll als Substrat zeigend. Santonium, Gr. Bülten b. Peine (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 8818, × 1.
- Fig. 13. Stichopora pentasticha v. HAGENOW, schildförmiges Zoarium, Oberseite. Ob. Maastrichtium, Hemmoor (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 4495, × 20.
- Fig. 14–15.* Pnictoporopsis pontifera VOIGT. Fig. 14 schlecht erhaltenes Bruchstück, × 14; Fig. 15 Bruchstück mit erhaltener Brücke über der Apertura, × 15.

 Unt. Campanium, Grube Breitenburg b. Lägerdorf (Holstein). Coll. VOIGT Nr. 9718 u. 9730.
- Fig. 16.* Columnotheca cribrosa MARSSON. Altes zylindrisches Stämmchen mit von kleinen Heterozooecien inkrustrierter Stockoberfläche.

 Ob. Maastrichtium, Stevns Klint (Seeland, Dänemark). Coll. VOIGT Nr. 9729, × 20.
- Fig. 17.* Beisselmopsis margmata (v. HAGENOW) [Eschara]. Fächerförmiges bilamelläres Zoarium. Unt. Maastrichtium, Rügen (DDR). Coll. VOIGT Nr. 9712, × 20.



Voigt, E. Tafel 4

Nord-Arten (Cyclostomata)

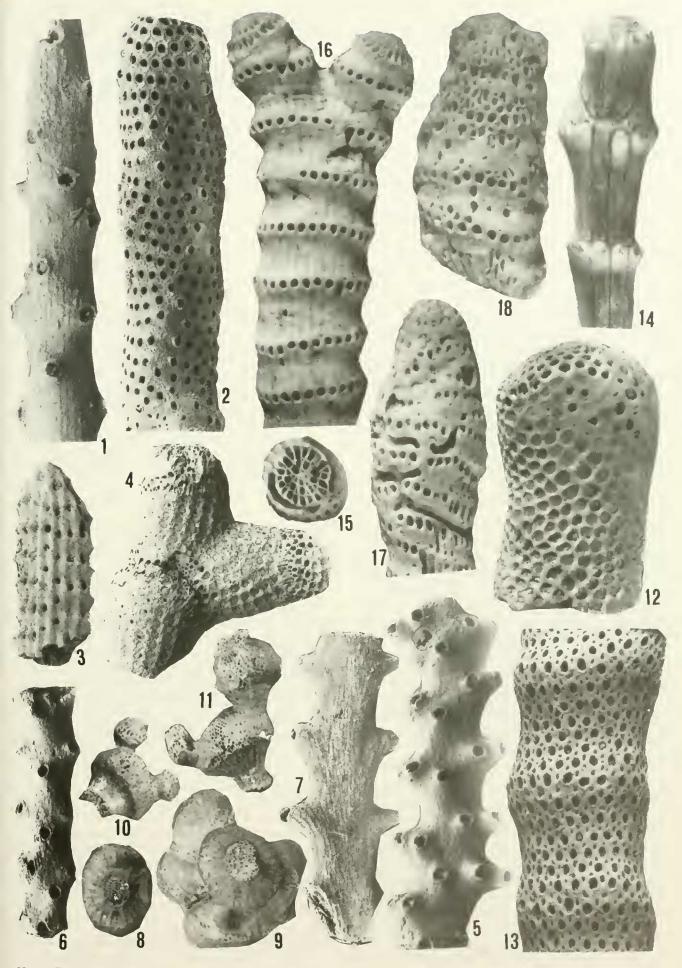
- Fig. 1. Clinopora lineata (BEISSEL) [Entalophora], die charakteristische Längsstreifung zeigend. Ob. Campanium, Basbek b. Hemmoor (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 9707, × 35.
- Fig. 2.* Pachyteichopora verrucosa (ROEMER) [Pustulopora], die charakteristischen Warzen und die Granulation der Stockoberfläche zeigend.

 Santonium, Broistedt b. Peine (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 9625, × 15.
- Fig. 3.* Sulcocava sulcata D'Orbigny (forma cristata D'Orbigny). Santonium Vendôme (Loir et Cher, Frankreich). Coll. Voigt Nr. 9636, × 25.
- Fig. 4.* Canalipora articulata (v. HAGENOW) [Ceriopora], Aperturae durch Diaphragmen verschlossen.

 Ob. Maastrichtium, Stevns Klint (Seeland, Dänemark). Coll. VOIGT Nr. 9701, × 20.
- Fig. 5– 7.* Kvarnbyella ornata (REUSS) [Filisparsa], die feine Längsstreifung zeigend.
 Ob. Campanium, Gr. Alsen b. Lägerdorf (Holstein).
 Fig. 5–6 Frontalseite; Fig. 7 Dorsalseite Coll. VOIGT Nr. 9728, 9719 und 9709. Fig. 5 × 20, Fig. 6 × 25, Fig. 7 × 30.
- Fig. 8-11. "Fasciculipora" hustedti VOIGT. 4 pilzförmige Zoarien; Fig. 8-9 von der Unterseite, 10-11 in Seitenansicht, Fig. 9-11 die Knospung mehrerer Subkolonien zeigend. Santonium, Gr. Bülten b. Peine (Niedersachsen), ca. × 2,5.
- Fig. 12. Ceriocava incrustata (ROEMER) [Escharites].
 Santonium, Gr. Bülten b. Peine (Niedersachsen). Coll. VOIGT Nr. 4464 II, × 7.
- Fig. 13.* Petalopora arasloevensis Brood, Mesoporen zwischen den Aperturae zeigend. Ob. Campanium, Hemmingslycke (Schonen, Schweden). Coll. VOIGT Nr. 9720, × 20.
- Fig. 14–15. Spiropora verticillata (GOLDF.) [Ceriopora].

 Fig. 14 in der Mitte das sich in 2 Arme teilende Gonozooid mit Ooeciostom zeigend.

 Santonium, Hannover. Coll. VOIGT Nr. 3633, × 25.
 - Fig. 15 Querschnitt des zylindrischen Stämmehens, an der Peripherie das rings um das Zoarium ziehende, aufgebrochene Gonozooid zeigend. Ob. Maastrichtium, Maastricht. × 12, (Nach VOIGT & FLOR 1970).
- Fig. 16–18. Spiropora suecica VOIGT & FLOR.
 - Fig. 16 Gegabeltes dickes Stämmchen, Holotypus. Coll. VOIGT Nr. 5338, × 12.
 - Fig. 17 verdicktes Distal-Ende mit aufgebrochenem, um das Stämmchen ziehendem Gonozooid. Coll. VOIGT Nr. 5340, × 12.
 - Fig. 18 Mit Heterozooecien zwischen den Wirteln der Aperturae. Coll. VOIGT Nr. 5186, × 12.
 - Ob. Campanium, Hemmingslycke (Schonen, Schweden), sämtlich \times 12. (Fig. 16–18 nach Voigt & Flor 1970), \times 12.



Voigt, E. Tafel 5